

# 東京湾におけるカブトクラゲBolinopsis mikado Moserに関する生態学的研究

著者	粕谷 智之
学位授与機関	東京水産大学
学位授与年度	1997
URL	<a href="http://id.nii.ac.jp/1342/00000720/">http://id.nii.ac.jp/1342/00000720/</a>

東京湾におけるカブトクラゲ *Bolinopsis mikado* Moser に関する  
生態学的研究

平成9年度  
(1997)

東京水産大学大学院  
水産学研究科  
資源育成学専攻  
粕谷 智之



# 目次

第1章 緒言 .....	1
第2章 カブトクラゲの形態と体構成元素	
1 カブトクラゲの形態 .....	4
2 カブトクラゲの元素含有量 .....	18
第3章 東京湾におけるカブトクラゲの分布と個体群密度	
1 東京湾におけるカブトクラゲの分布 .....	25
2 ビデオ撮影装置によるカブトクラゲのパッチの測定 .....	37
2-1 ビデオ撮影装置の基本性能 .....	42
2-2 カブトクラゲのパッチの解析 .....	44
第4章 カブトクラゲの摂餌特性	
1 カブトクラゲの消化効率と消化時間 .....	51
2 カブトクラゲの摂餌特性 .....	58
2-1 幼生の摂餌特性 .....	62
2-2 カブトクラゲの摂餌行動 .....	65
第5章 カブトクラゲの代謝特性	
1 カブトクラゲの代謝特性 .....	72
2 植物プランクトンに対する影響 .....	88
第6章 カブトクラゲの飢餓耐性 .....	91
第7章 カブトクラゲの成長と産卵	
1 カブトクラゲの成長 .....	101
2 カブトクラゲの産卵 .....	121
2-1 カブトクラゲの産卵特性 .....	130
2-2 東京湾におけるカブトクラゲの大量発生の機構 .....	133
2-3 カブトクラゲのエネルギー収支 .....	133
3 東京湾におけるカブトクラゲの生活史 .....	134

## 第 8 章 カブトクラゲの個体群成長のシミュレーション

1 個体群成長のモデル化 .....	142
1-1 方法 .....	142
1-2 各パラメータの数式化 .....	149
2 モデルの計算と解析 .....	153
2-1 ウリクラゲによる捕食の影響が無い場合 .....	154
2-2 ウリクラゲによる捕食の影響 .....	159
2-3 水温および移流の個体群変動に及ぼす影響 .....	163
2-4 本モデルの妥当性と今後の課題 .....	165
謝辞 .....	168
要約 .....	169
参考文献 .....	173



## 第 1 章 緒言

カブトクラゲ *Bolinopsis mikado* Moser が属する有櫛動物門は一般にクシクラゲ類と呼ばれている。クシクラゲ類は触手を持つ有触手綱と、終生、触手を持たない無触手綱の 2 綱に分けられ、7 目 80 種以上が知られている (久保田 1997)。代表的な属としては有触手綱フウセンクラゲ目の *Pleurobrachia*、カブトクラゲ目の *Bolinopsis*、*Mnemiopsis* および *Ocyropsis*、無触手綱でウリクラゲ目の *Beroë* 等が挙げられる。これらのクシクラゲはすべて浮遊性であるが、他に匍匐性や座着性の種も存在する。日本近海には浮遊性種については 11 属 16 種、匍匐性の種まで含めると 15 属 24 種が出現する (駒井 1955, 久保田 1997)。クシクラゲ類は沿岸域から外洋域、熱帯から極域にも多く分布し、表層だけではなく深層にも多量に出現することが、近年の潜水艇等による観測で明らかにされている (Harbison *et al.* 1978, Madin and Harbison 1978, Morris *et al.* 1983, Falkenhaus 1996)。

### 生態系内における重要性

クシクラゲ類は非常に広範囲に分布する上に、しばしば高密度に出現し、カイアシ類などの動物プランクトンに対して高い捕食圧を示すことから、生態系の中で大きな役割を持つ動物群であると考えられている (Bishop 1967, Hirota 1974, Kremer 1975, Reeve and Walter 1978, Zaitsev 1992)。また、クシクラゲ類は植食性の動物プランクトンを捕食するうえに、代謝によってアンモニアやリン酸を多量に排出することから、植物プランクトンの現存量の変動に対して影響を持つと考えられている (Deason and Smayda 1982a)。

近年、黒海および地中海では沿岸海域の富栄養化にともない、船のバラスト水で運ばれたと考えられる内湾性のクシクラゲが侵入し大量発生することによって、

その海域の生態系を大きく変えてしまうことが深刻な問題となっている (Zaitsev 1992, Kideys and Niermann 1993)。一般に沿岸海域の富栄養化は *Oithona* 等の小型カイアシ類や、より小型の繊毛虫などの個体群密度の増加を助長し、微生物食物連鎖 (microbial loop) を太くし、生食食物連鎖 (grazing food chain) を細くするように働く (上 1997, 大森 私信)。生食食物連鎖の最上位に位置するプランクトン食性の魚類にとって、*Oithona* 等は餌としては体サイズが小さすぎるが、餌生物を触手や粘液等でからめとるクシクラゲ類にとって、*Oithona* の体サイズはそれほど問題とはならない (Omori *et al.* 1995)。さらに、クシクラゲ類の幼生は魚類等が利用できない繊毛虫等の低次栄養段階の生物を餌として直接利用することができる (Stoecker *et al.* 1987)。これらのことから、将来、沿岸海域の富栄養化が更に進行した場合、食物連鎖の最上位には魚類ではなく、クシクラゲ類が取って代わる可能性があり、このような生態系では人類が利用できる生物資源が減少することが指摘されている (上 1997, 大森 私信)。

## 本研究の目的

上述のように、クシクラゲ類の生態系内における重要性から、その摂餌および代謝に関する生態学的な研究は、これまでに比較的多く行われている (Bishop 1967, Hirota 1972, Baker and Reeve 1974, Hirota 1974, Kremer 1977, Reeve *et al.* 1978, Kremer 1979, Reeve 1980, Kremer 1982, Kremer *et al.* 1986a,b, Larson 1987, Youngbluth *et al.* 1988, Bailey *et al.* 1994, Kasuya *et al.* 1994)。しかし、これらの研究の多くは体が比較的堅固であり、扱いやすい *Mnemiopsis* 属のクシクラゲ、すなわち *Mnemiopsis leidyi* および *Mnemiopsis mccradyi* を対象としたものが中心である。

日本の沿岸域には *Mnemiopsis* 属のクシクラゲは分布せず、東京湾および相模湾においてはカブトクラゲやチョウクラゲ *Ocyropsis fusca* Rang が出現する。

東京湾ではカブトクラゲが優占種であり、夏から秋にかけて大量に発生する。本種は東京湾だけではなく、黒潮の影響を受けた比較的貧栄養な海域にも出現し、黒潮域だけに出現するチョウクラゲや、アメリカ合衆国およびヨーロッパの温帯域の富栄養な海域に出現する *M. leidyi* および *M. mccradyi* とは異なる摂餌、代謝および成長特性を持つと考えられる。しかし、カブトクラゲに関する研究は、Moser (1908) および Komai (1915) による分布および分類に関するものがあるのみで、カブトクラゲの個体群密度や摂餌等に関する生態学的な研究はこれまで行われおらず、生活史についても解明されていない。

そこで本研究では東京湾におけるカブトクラゲの生活史および、カブトクラゲの個体群の変動要因を明らかにするために、以下の研究を行った。まず第一に、東京湾に出現するカブトクラゲについて個体群密度の変動およびパッチの観測を行った。次に、カブトクラゲの代謝および成長速度を様々な環境条件下で測定した。また、天然海域から採集したカブトクラゲについて、産卵速度の季節変化を測定した。最後に、得られたデータを基にして、天然海域におけるカブトクラゲの成長速度を推定し、東京湾におけるカブトクラゲの生活史について考察するとともに、カブトクラゲの個体群成長のモデルを構築し、ウリクラゲによる捕食の影響等を入れることにより、東京湾におけるカブトクラゲの個体群変動のシミュレーションを試みた。

## 第 2 章 カブトクラゲの形態と体構成元素

はじめに

クシクラゲ類は体が極めて脆弱であるため、採集時に注意深く取り扱った場合においても、しばしば体構造に損傷を受ける。このことは天然海域におけるクシクラゲ類の個体群の調査や、摂餌および生理学的な実験を行う際の大きな支障となり、クシクラゲ類に関する生態学的な研究を遅らせる一因となっている。クシクラゲの全長と体長、湿重量および乾燥重量との関係を求めておけば、測定を効率化することができるため、体構造の損傷の危険性を減らせるばかりではなく、損傷を受けた個体に関しても他の部分の長さを推定することができる。

そこで本研究ではカブトクラゲの全長から各部の長さ、乾、湿重量および元素含有量を推定するために、これらの各要素の測定を行い、関係式を作成した。さらにカブトクラゲの仲間であるチョウクラゲについて湿重量および乾燥重量を測定し、比較することによって、カブトクラゲの形態的な特性について考察した。

### 1 カブトクラゲの形態

材料と方法

実験は 1991 年 12 月、1992 年 6－12 月、1993 年 10－11 月および 1994 年 10 月に、千葉県館山市にある東京水産大学坂田実験実習場において行った (図 2-1)。カブトクラゲおよびチョウクラゲの採集は広口プラスチックビンを用いて実験場地先でシュノーケリングによって行った。

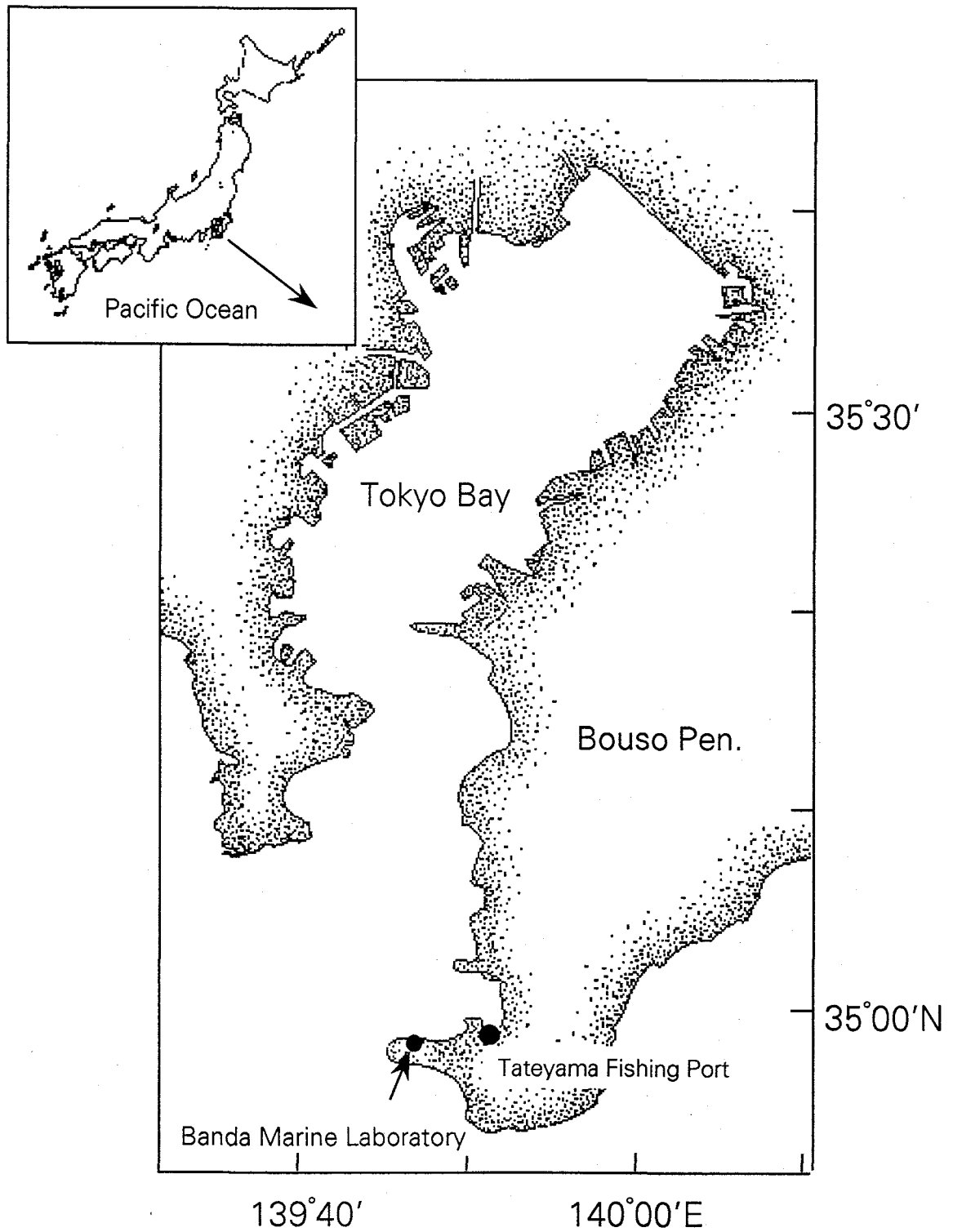


図 2-1 坂田実験実習場の位置図

### カブトクラゲおよびチョウクラゲの計測部位

カブトクラゲ類のクシクラゲは触手を持つフウセンクラゲ型幼生期を経て、変態した後、成体と同じ形態となる (図 2-2)。本研究では触手を持つカブトクラゲを「幼生」と表記する。変態し、触手を無くした個体については「変態個体」と表記する。

カブトクラゲの各計測部位を図 2-2 に示す。幼生の全長 (TL) は反口極から口極までの長さ、変態個体の全長は反口極から口極までの袖状突起を含めた長さとした。変態個体の体長 (BL) は反口極から口までの長さ、袖状突起長 (LL) は袖状突起基部から先端までの長さ、体幅 (BW) は咽頭面における口の部分の幅をそれぞれ表す。

チョウクラゲの全長は変態個体と同様、反口極から袖状突起先端までの長さである。

### 湿重量、乾燥重量

湿重量 (WW) の測定はカブトクラゲの幼生については 12 個体 (全長 5–13 mm)、チョウクラゲについては 20 個体 (全長 14–63 mm) を用いてそれぞれ行った。クシクラゲを時計皿に移し、周りの海水を吸水紙を用いて除去した後、電子秤を用いて重量を 0.1 g まで計測し、時計皿との重量差からクシクラゲの湿重量を求めた。カブトクラゲの変態個体の湿重量は Kasuya *et al.* (1994) によって報告された全長との回帰式;

$$WW, g = 0.0005 (TL, mm)^{2.72} \quad (r^2=0.98, N=21)$$

を用いて全長から推定した。

乾燥重量 (DW) は 24 個体のカブトクラゲ変態個体 (全長 13–62 mm) お

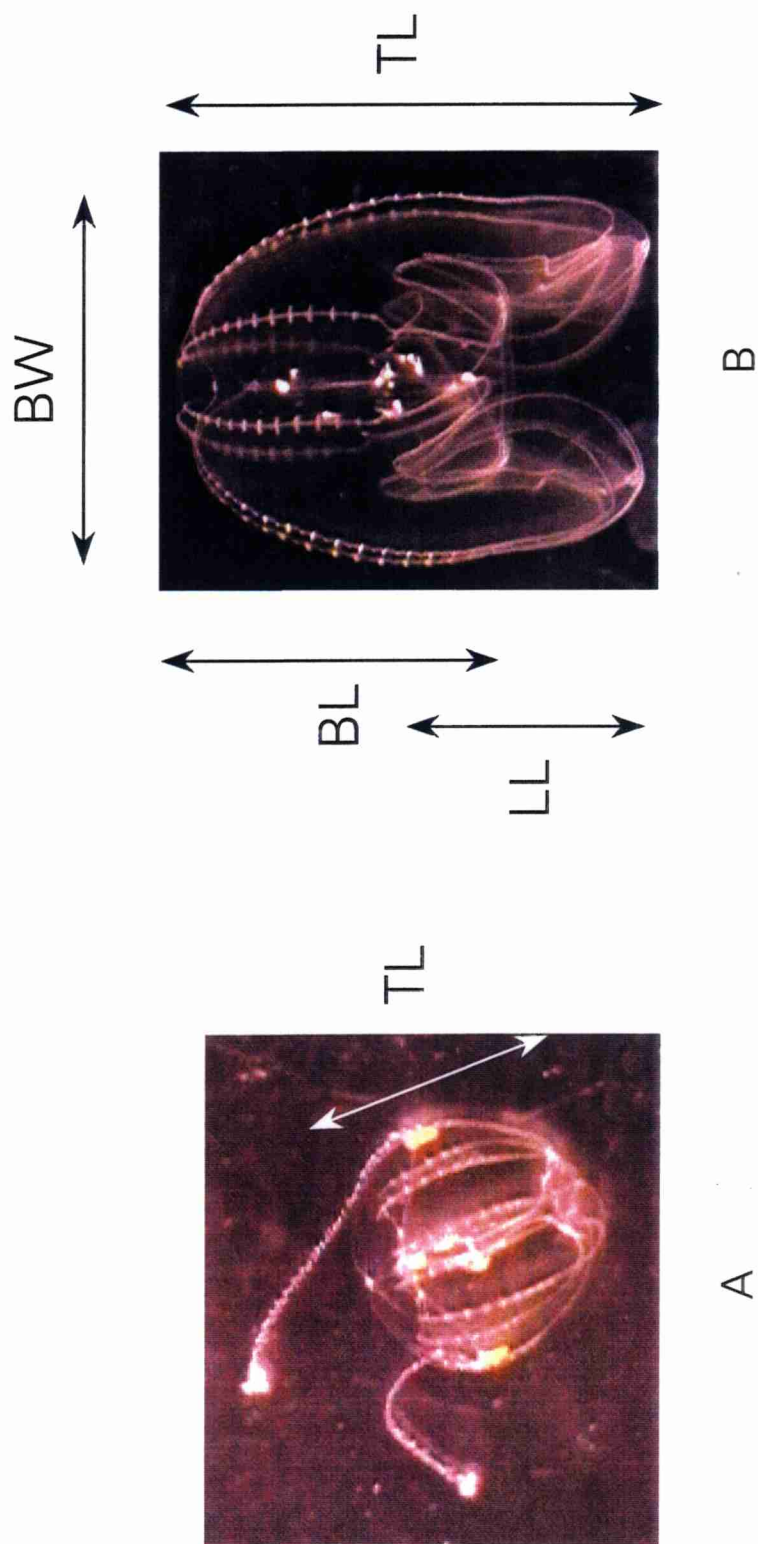


図 2-2 カブトクラゲの幼生 (A) および変態個体 (B) の各計測部位の概略図。幼生は触手面、変態個体については咽頭面を写す。TL は全長、BW、BL および LL は体幅と体長および袖状突起長をそれぞれ表す。

よび 13 個体のチョウクラゲ (全長 19–70 mm) を用いてそれぞれ測定した。クシクラゲをシャーレの上に張ったネット地の上に載せ、5 %ギ酸アンモニウムで洗浄した後、予め乾燥重量を計測した Whatman GF/C フィルター上に静かに移した。フィルターはクシクラゲの全長に応じて 9 および 11 cm 径のものを使用した。90℃ に設定した恒温器の中に 48 時間入れ (Kremer 1982, Reeve *et al.* 1989 参照)、フィルターの重量をマイクロバランスを用いて 1 mg の単位まで読みとり、重量差から乾燥重量を測定した。

## 結果

### カブトクラゲの全長と各計測部位との関係

変態個体の全長と体長、体幅および袖状突起長との関係を図 2-3 に示す。  
体長、体幅および袖状突起長と全長との関係は回帰式；

$$\text{BL, mm} = 0.73 (\text{TL, mm}) + 0.17 \quad (r^2=0.97, N=38)$$

$$\text{BW, mm} = 0.53 (\text{TL, mm}) + 4.5 \quad (r^2=0.91, N=35)$$

$$\text{LL, mm} = 0.44 (\text{TL, mm}) - 1.2 \quad (r^2=0.79, N=8)$$

によってそれぞれ表された。

### カブトクラゲの乾燥および湿重量

幼生の全長と湿重量との関係を図 2-4 に示す。両者の関係は回帰式；

$$\text{WW, g} = 0.0024 (\text{TL, mm})^{2.33} \quad (r^2=0.81, N=12)$$



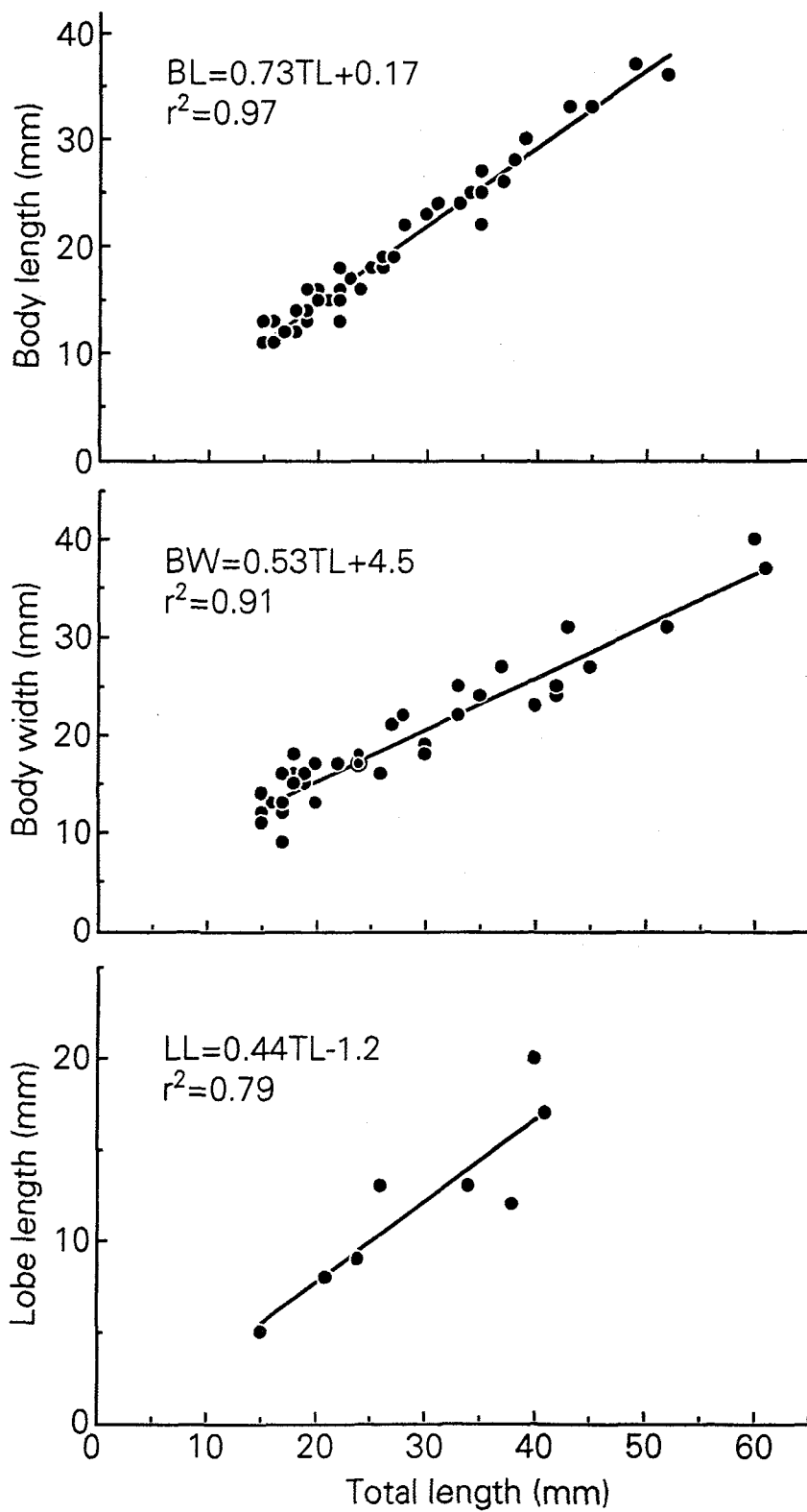


図 2-3 変態個体の全長と体長、体幅および袖状突起長との関係。実線は回帰直線を表す。

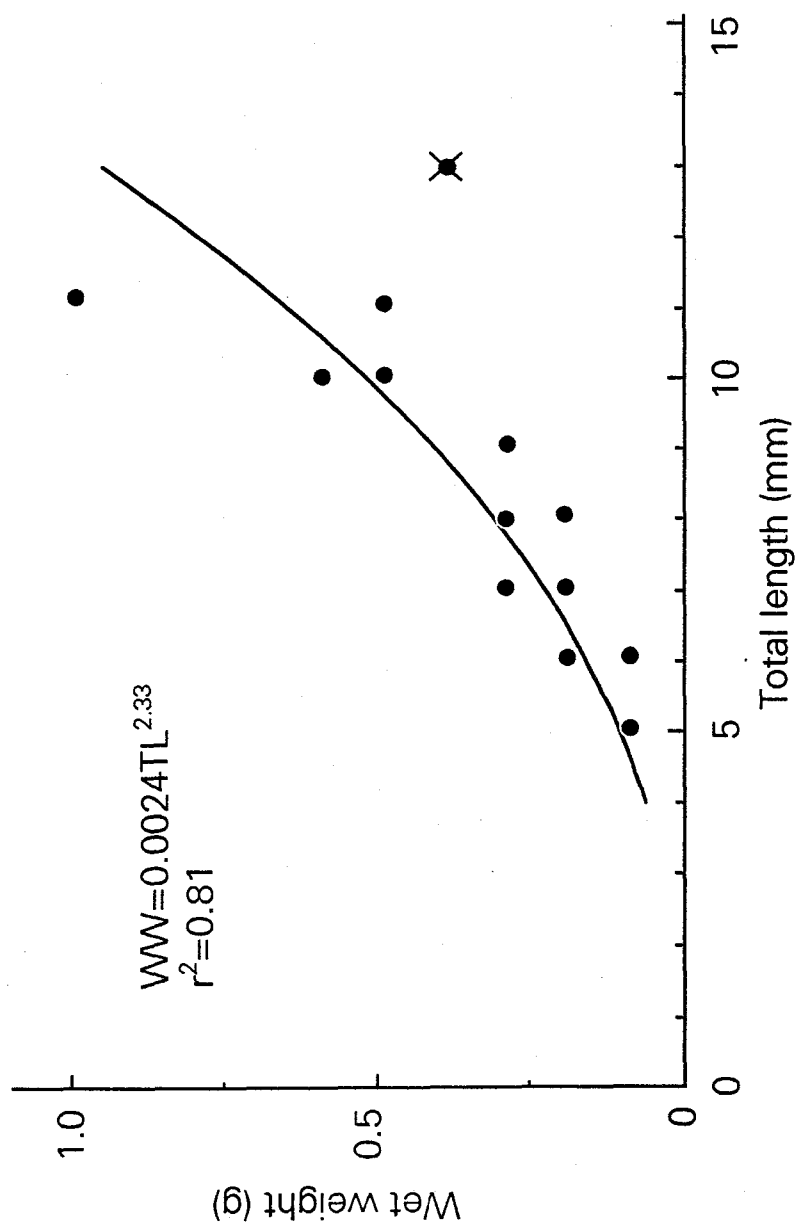


図 2-4 幼生の全長と湿重量との関係。実線は両対数変換によって求めた回帰曲線を表す。×印のデータは回帰分析を行う際に除外した。

によって表された。

変態個体の全長と乾燥重量との関係は回帰式；

$$DW, \text{ mg} = 0.062 (\text{TL, mm})^{2.34} \quad (r^2=0.96, N=24)$$

によって表された (図 2-5)。以後、本研究では幼生の湿重量および変態個体の乾燥重量は、上式を用いてすべて全長から推定した。

全長と乾燥重量および湿重量との関係式から変態個体の乾燥重量の湿重量に対する割合を算出した (図 2-6)。変態個体の乾燥重量の湿重量に対する割合は平均 3.2 ( $\pm 0.6$  SD) である。

#### チョウクラゲの湿重量および乾燥重量

チョウクラゲの全長と湿重量および乾燥重量との関係を図 2-7 および図 2-8 に示す。チョウクラゲの全長と湿重量および乾燥重量との関係は回帰式；

$$WW, \text{ g} = 0.0019 (\text{TL, mm})^{2.36} \quad (r^2=0.96, N=20)$$

および

$$DW, \text{ mg} = 0.051 (\text{TL, mm})^{2.38} \quad (r^2=0.96, N=13)$$

によってそれぞれ表された。チョウクラゲの乾燥重量の湿重量に対する割合は平均 3.0 ( $\pm 0.6$  SD) であった (図 2-6)。

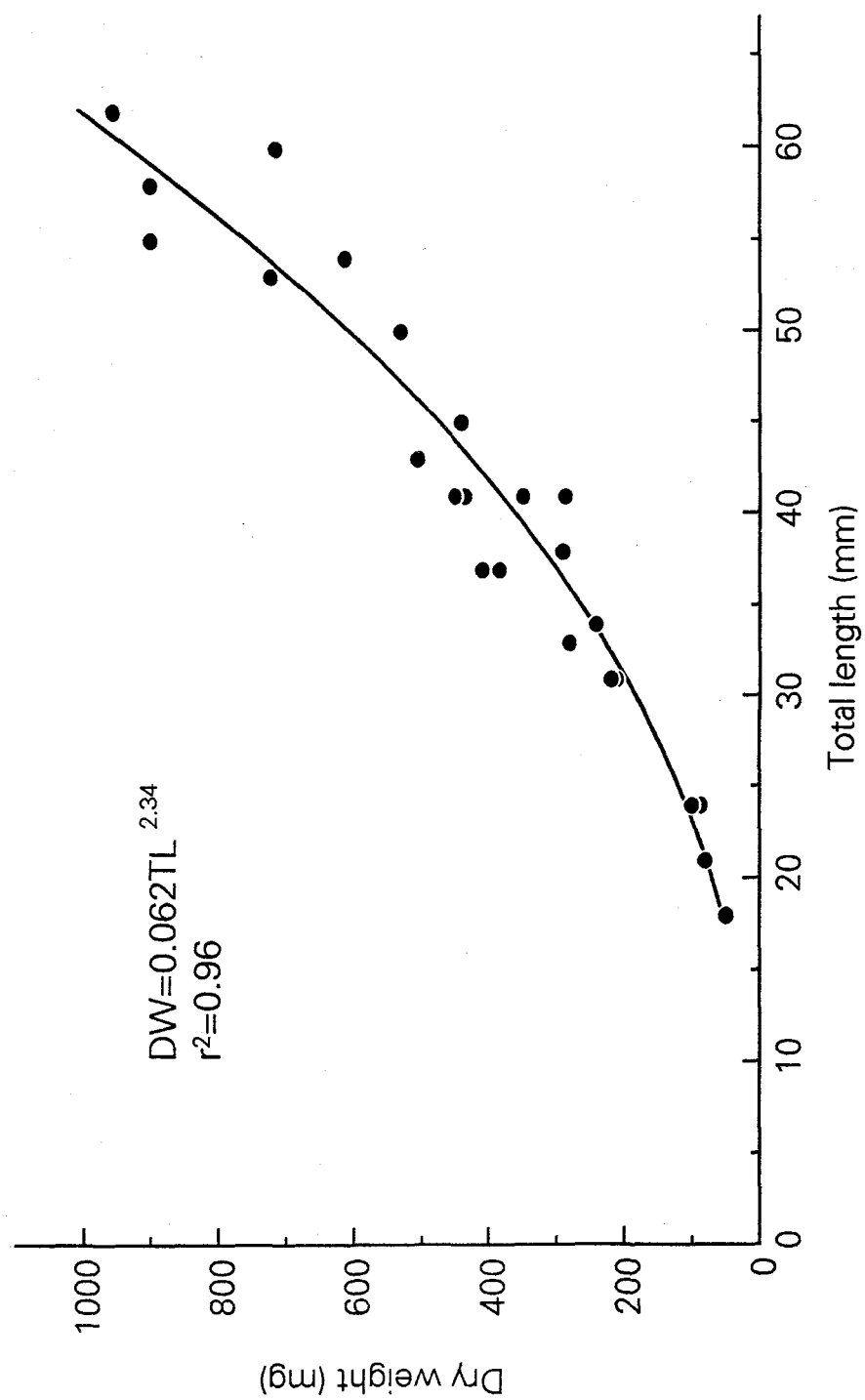


図 2-5 変態個体の全長と乾燥重量との関係。実線は両対数変換によって求めた回帰曲線を表す。

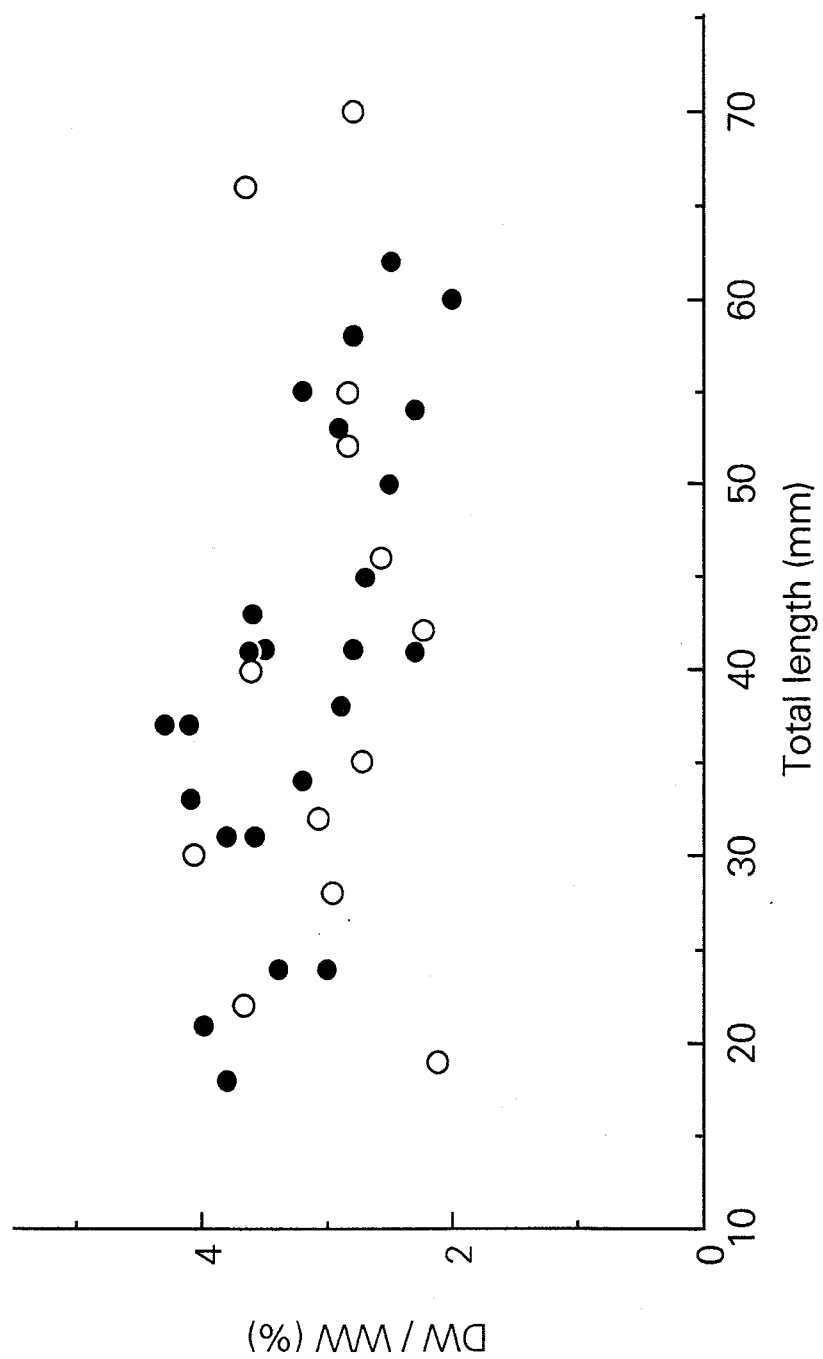


図 2-6 カブトクラゲ (●) およびチヨウクラゲ (○) の湿重量に対する乾燥重量の割合。

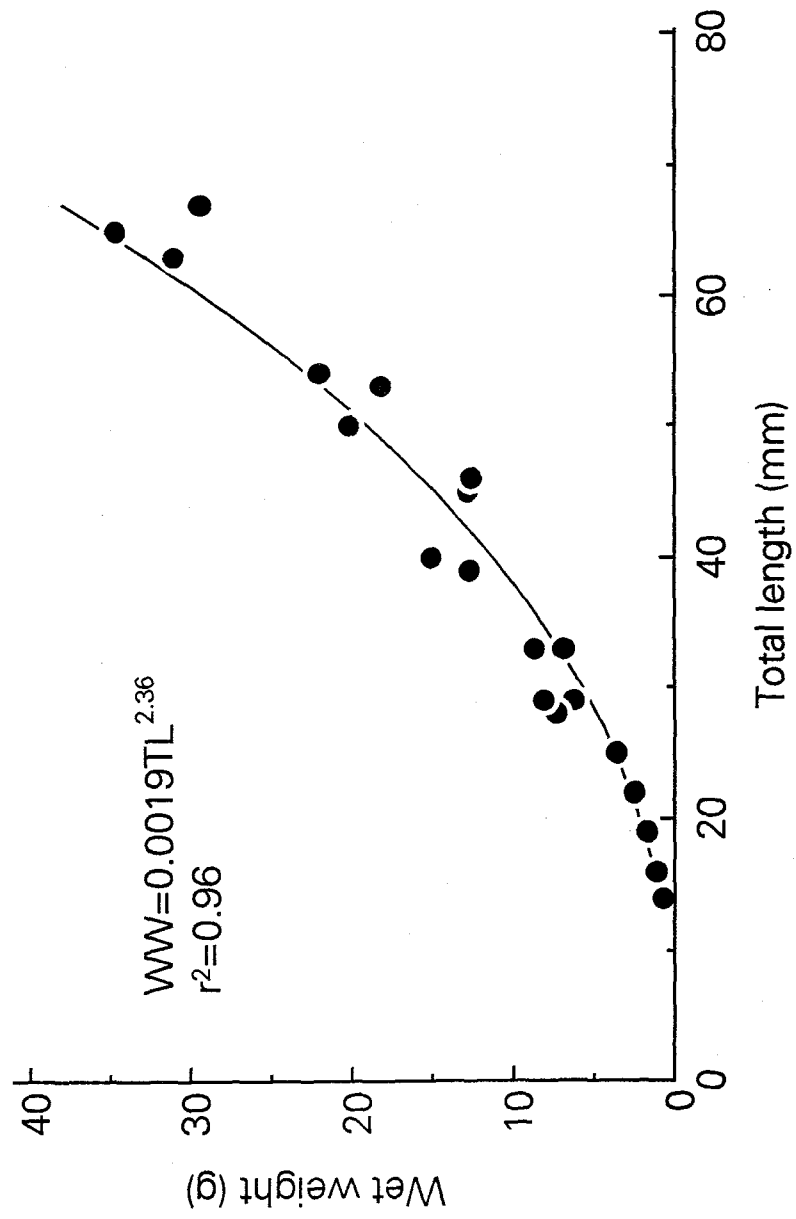


図 2-7 チョウクラゲの全長と湿重量との関係。実線は両対数変換によって求めた回帰曲線を表す。

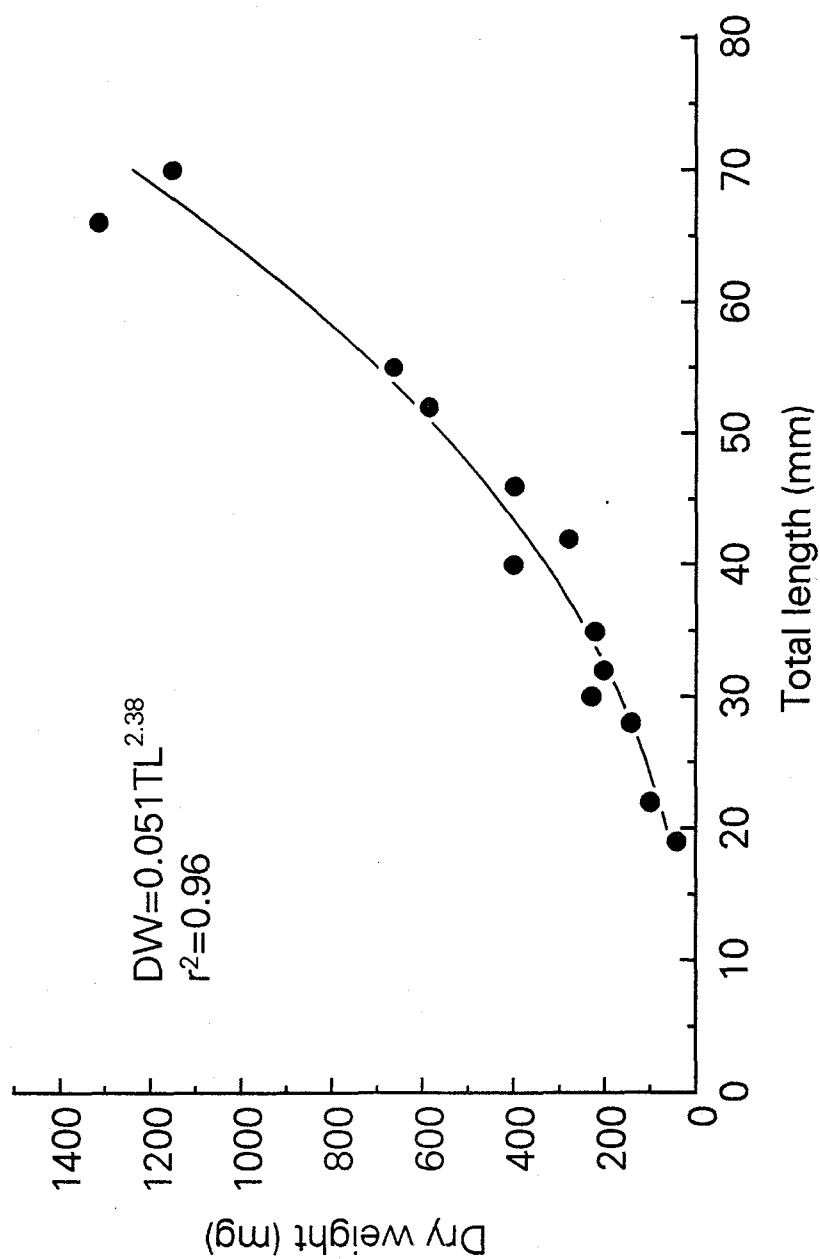


図 2-8 チョウクラゲの全長と乾燥重量との関係。実線は両対数変換によって求めた回帰曲線を表す。

## 考察

### カブトクラゲの形態

変態個体の体長、体幅および袖状突起長は全長に対して正比例する。さらにカブトクラゲの湿重量は全長のほぼ 3 乗に比例することから (Kasuya *et al.* 1994)、変態個体は一定の形態を保ちながら成長すると考えられる。

カブトクラゲはネットによる採集では袖状突起に損傷を受けて全長を計測できないことが多々ある。このようなカブトクラゲについても体長および体幅から全長を推定できることが明らかとなった。

### カブトクラゲの湿重量および乾燥重量

カブトクラゲの乾燥重量の湿重量に対する割合はチョウクラゲと同じであり (*t*-検定,  $P>0.05$ )、ナラガンセット湾の *M. leidyi* の 3.4 % (Kremer and Nixon 1976) とほぼ等しい。カブトクラゲの体はおよそ 97 % が水分からなることが示唆される。

湿重量と全長との関係について、カブトクラゲとチョウクラゲとの間には全長に対する乗数 (定数  $b$ ) に違いが見られた (表 2-1)。カブトクラゲの湿重量が全長の 2.7 乗に比例するのに対して (Kasuya *et al.* 1994)、チョウクラゲは 2.4 乗である。カブトクラゲ類のクシクラゲである *Mnemiopsis leidyi* の湿重量は全長の 1.9 乗に比例する (Kremer 1975)。チョウクラゲや *M. leidyi* はカブトクラゲと比較して袖状突起が非常に大きく発達している。チョウクラゲおよび *M. leidyi* の湿重量と全長との相関について、カブトクラゲよりも低い乗数は平面状である袖状突起の影響によるものと考えられる。

カブトクラゲの幼生の形態はほぼ球体であることから、湿重量は全長の 3 乗に比例することが予想された。しかし、解析結果は全長の 2.3 乗であり、体表面積に比例する結果となった。カブトクラゲの幼生と良く似た形態を持つ *M. leidyi* の幼生について、全長 10 mm までの回帰式では、湿重量は全長の 2.6 乗に比例



表 2-1 変態個体の全長 (TL, mm) と湿重量 (WW, g) および乾燥重量 (DW, mg) との関係、およびそれらの関係の他種との比較。全長と湿・乾燥重量との関係を WW (DW)=aTL<sup>b</sup> に当てはめ、両対数変換することにより各パラメーターを求めた。a および b は定数。

Species	WW		DW		Source
	a	b	a	b	
<i>Bolinopsis mikado</i>	0.0005	2.72	0.062	2.34	This study
<i>B. vitrea</i>	—	—	0.065	2.36	Kremer <i>et al.</i> (1986a)
<i>B. infundibulum</i>	—	—	0.161	2.10	Bailey <i>et al.</i> (1994)
<i>Ocyropsis fusca</i>	0.0019	2.36	0.051	2.38	This study
<i>O. spp.</i>	—	—	0.110	2.26	Kremer <i>et al.</i> (1986a)
<i>Eurhamphaea vexilligera</i>	—	—	0.051	2.28	"
<i>Mnemiopsis mccradyi</i>	—	—	0.038	2.42	Baker (1973)*
<i>M. leidyi</i>	0.009	1.87	0.306	1.87	Kremer (1975)
<i>Pleurobrachia bachei</i>	—	—	0.028	2.92	Hirota (1972)

\* Kremer *et al.* (1986b) より引用。

し (Deason 1982)、比較的球体の特徴を示す。カブトクラゲに関しては全長 11 mm までの幼生について全長と湿重量の回帰分析を行っており、式を当てはめた最大全長はほぼ同じである。回帰式の  $r^2$  はカブトクラゲの幼生では 0.81 であるのに対して、*M. leidy* 幼生については 0.92 である。変態個体の全長と湿重量との関係について、 $r^2$  は 0.98 であり、幼生に関する  $r^2$  は *M. leidy* の幼生や変態個体と比較してやや低い。幼生は体サイズが小さいために、体表面の水分を取りきれなかった場合、その誤差の影響は変態個体よりも大きい。カブトクラゲの幼生の全長と湿重量との関係について、誤差の影響が全長に対する乗数に表れたと考えられる。

カブトクラゲおよびチョウクラゲの乾燥重量は、それぞれ全長の 2.3 および 2.4 乗であることから、体表面積が乗数に反映していることが示唆される (表 2-1)。カブトクラゲと同属の *Bolinopsis vitrea*、カブトクラゲ類の *Mnemiopsis mccradyi* および *M. leidy* 等の乾燥重量についても、それぞれ全長の 2.4、2.4 および 1.9 乗に比例することが知られている (Baker 1973、Kremer *et al.* 1986a より引用、Kremer and Nixon 1976, Bailey *et al.* 1994)。フウセンクラゲ類の *Pleurobrachia bachei* については乾燥重量は全長の 2.92 乗であった (Hirota 1972)。*P. bachei* は元素含有率が他のクシクラゲより高いことから、固形部分が多いと考えられる (表 2-2)。また、球体であることから、*P. bachei* の乾燥重量は体積に依存していると考えられる。

## 2 カブトクラゲの元素含有量

### 材料と方法

実験を行った時期および場所は前項と同様である。炭素および窒素含有量

表 2-2 カブトクラゲの炭素および窒素含有率の他の動物プランクトンとの比較。

Species	% DW			Source
	C	N	C:N	
Ctenophora				
<i>Bolinopsis mikado</i>	1.10	0.34	4.0	This study
<i>B. infundibulum</i>	2.18	0.45	4.8	Bailey <i>et al.</i> (1994)
<i>B. vitrea</i>	0.60	0.13	4.6	Kremer <i>et al.</i> (1986a)
<i>Ocyropsis</i> spp.	1.18	0.30	3.9	"
<i>Eurhamphaea</i> <i>vexilligera</i>	0.88	0.24	3.7	"
<i>Mnemiopsis</i> <i>mccradyi</i>	1.90	0.51	3.8	Reeve and Baker (1975)
<i>M. leidyi</i>	1.70	0.50	3.4	Kremer (1975)
<i>Pleurobrachia bachei</i>	3.28	0.87	3.8	Reeve <i>et al.</i> (1978)
Schyphomedusae				
<i>Aurelia aurita</i>	4.3	1.3	3.3	Larson (1986b)
Thaliacea				
<i>Ihlea racovitzai</i>	10.1	2.8	3.6	Ikeda and Mitchell (1982)
<i>Salpa thompsoni</i>	4.7	1.2	3.9	"

の測定には 29 サンプルの幼生および変態個体（全長 5.5–75 mm）を用いた。測定器の感度を充たすために、ほぼ同じ全長の個体を幼生については 8–30 個体、全長 30 mm 未満の変態個体については、2–4 個体合わせて一つのサンプルとした。採集した個体を直ちに砂濾過海水の流水中に固定したメッシュのバケット中に入れ、4 時間放置して、咽頭内の未消化物が完全に排出されるのを待ってから測定を行った。幼生および変態個体を 5 %ギ酸アンモニウムで洗浄した後、テフロン製の蒸発皿の中に入れ、90℃で 24 時間乾燥させた。乾燥したサンプルを蒸発皿から削り取り、瑪瑙の搗り鉢の中で細かくすりつぶした後、再び同温度で 24 時間乾燥させた。サンプルの一部を採り、マイクロバランスで重量を量った後、CHN アナライザー（ヤナコ、MT-3 型）によって元素含有量を計測し、乾燥重量に対する炭素および窒素の含有率を求めた。

## 結果

カブトクラゲの炭素および窒素の体含有率を図 2-9 に示す。体元素含有率は炭素、窒素共に成長にともない低下し、全長 15 mm 以上では安定した。元素含有率の平均値は全長 15 mm 以上の個体では炭素で 1.10 % ( $\pm 0.28$  SD)、窒素では 0.34 % ( $\pm 0.21$  SD) となった。元素含有率から C/N 比を計算した結果、全長 15 mm 以上の個体では 4.0 ( $\pm 1.4$  SD) となった。

## 考察

### 元素含有率

全長 15 mm 以上のカブトクラゲの炭素および窒素含有量は他のクシクラゲについて報告されている値の範囲内である（表 2-2）。しかし、同じゼラチン質プラ

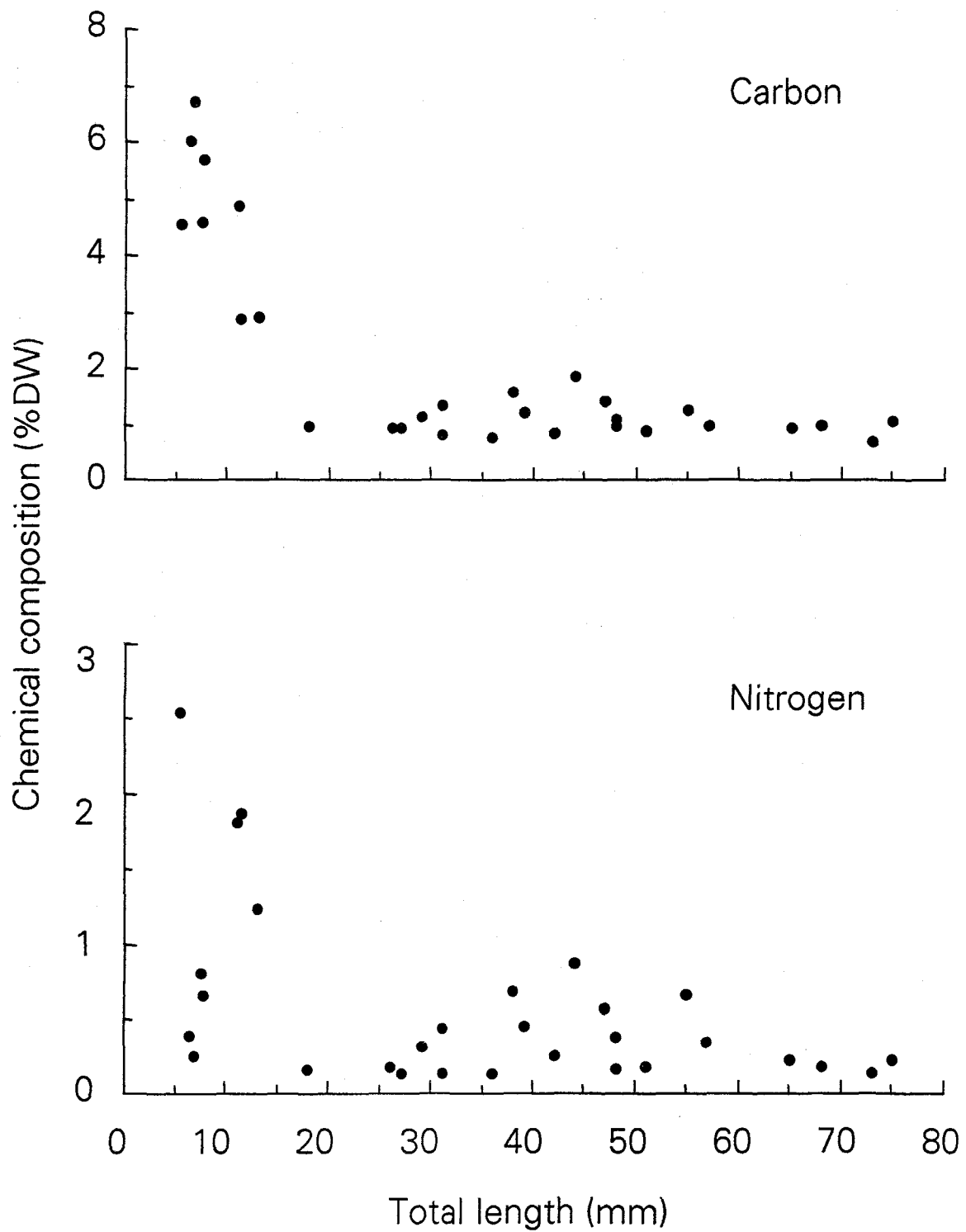


図 2-9 カブトクラゲの全長と炭素および窒素含有率との関係。

ンクトンであるクラゲ類やサルパ類等と比較すると非常に低い。カブトクラゲを乾燥させた試料には、塩類の結晶が多く見られたことから、カブトクラゲの乾燥重量の多くは体液に含まれる塩類であり、クシクラゲの固形質の部分は他のゼラチン質プランクトンに比べて非常に少ない。

全長 15 mm 未満のカブトクラゲの元素含有率は全長 15 mm 以上の個体と比較して、最大でおよそ 7 倍となった。元素含有率はクシクラゲの栄養状態によって変化し、Reeve *et al.* (1989) は餌密度 200 copepods l<sup>-1</sup> で飼育した *M. mccradyi* の炭素含有率は 2 copepods l<sup>-1</sup> の餌条件下で飼育した個体よりもおよそ 1.5 倍高くなることを報告している。また、ゼラチン質プランクトンの元素含有率は生息域の塩分の影響を受ける (大森 私信)。本研究では、絶えず環境が変化する天然海域 (実験場地先の 1995 年 9 月 - 1996 年 1 月の塩分は 32.4 - 35.1) から採集したカブトクラゲを用いていることから、塩分および餌密度の影響は平均化されている。全長 15 mm を境にした元素含有率の違いは、測定した個体の塩分や栄養状態以外の要因によると考えられる。

*Bolinopsis vitrea* はカブトクラゲと同様に成長に従って元素含有率が低下し、触手が無くなる体サイズ (全長 20 mm) 以降ほぼ一定となり、カブトクラゲ類の *Eurhamphaea vexilligera* についても同様の傾向が見られる (Kremer *et al.* 1986a, b)。Kremer *et al.* (1986a, b) はカブトクラゲ類の幼生の元素含有率が高いのは触手の存在によると示唆している。カブトクラゲは全長約 15 mm に達したときに触手を喪失し (第 7 章)、これは元素含有率がほぼ一定となる体サイズと一致する。触手は餌を獲るため、構造上強固でなければならぬため、炭素および窒素を多く含むと思われる。カブトクラゲの幼生期における高い元素含有率は *B. vitrea* や *E. vexilligera* と同様に、触手の存在が大きく関与していることが示唆される。

## C/N 比

全長 7 mm 未満の幼生の C/N 比は 15.2、26.0 および 1.8 である。C/N 比は体の構成成分がタンパク質の場合は約 3、脂質の場合では 113.2 であり (Omori and Ikeda 1984)、C/N 比 1.8 はどの物質にも当てはまらない。そこで全長 5.5 mm における C/N 比 1.8 は除外する。全長 7 mm 未満の幼生の C/N 比は全長 10 mm 前後の幼生と比較しても非常に高い (図 2-10)。C/N 比が 10 を越える値は、体に脂質を多く蓄えている動物プランクトンから報告されていることから (Omori and Ikeda 1984)、全長 7 mm 未満の幼生の体には脂質が多く含まれていることが示唆される。全長 7 mm は袖状突起の形成が始まる体サイズとほぼ等しく (第7章)、幼生は変態を行うためのエネルギーとして脂質を利用している可能性がある。

変態個体の C/N 比は他のクシクラゲとほぼ同じ値となった (表 2-2)。C/N 比が 3 に近いことから、変態個体の個形質の部分は主にタンパク質によって構成されていると考えられる。

カブトクラゲ、*B. vitrea* および *M. mccradyi* の体炭素含有量と乾燥重量との関係について、同じ全長の個体について乾燥重量を比較すると、カブトクラゲは *M. mccradyi* よりも重く、*B. vitrea* とほぼ等しい (表 2-1)。炭素の体含有率について比較を行うと、*B. vitrea* は乾燥重量の約 0.5 %、*M. mccradyi* では約 1.9 % であり、カブトクラゲはほぼ中間の値である。ゼラチン質プランクトンの乾燥重量は殆ど塩の重さと考えられることから、同じ乾燥重量に対する炭素含有率の相違は、体の「水っぽさ (watery)」を表している (Kremer *et al.* 1986b)。従って、カブトクラゲは *M. mccradyi* よりも脆弱であり、*B. vitrea* よりも強固であると言える。これは餌との接触またはストレスによって体の崩壊が起こる餌密度の高さとよく一致する (Kremer *et al.* 1986b, Kasuya *et al.* 1994)。この差は生活環境の違いと関係が見られるが、これについては第 4 章および第 5 章で記述する。

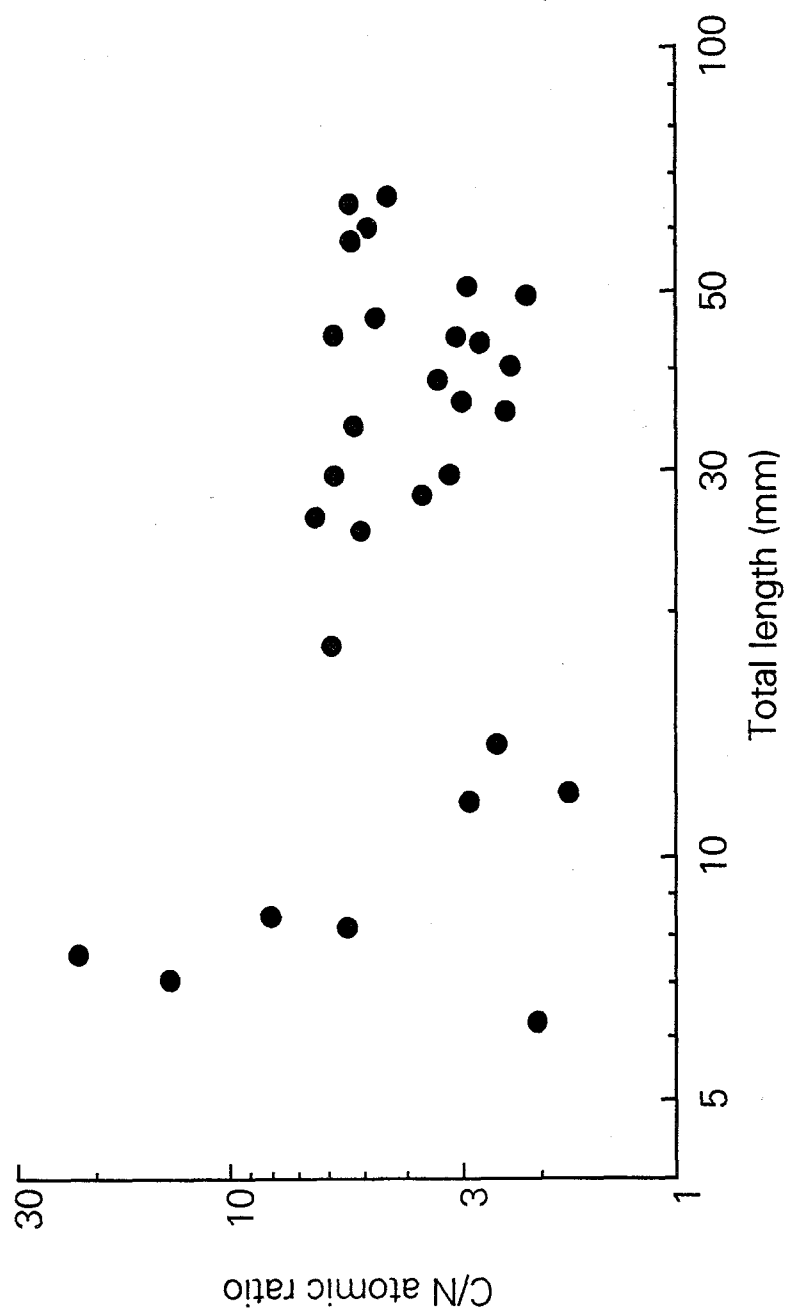


図 2-10 カブトクラゲの全長と体構成元素の C/N 比との関係。両軸は対数によって示している。



### 第 3 章 東京湾におけるカブトクラゲの分布と個体群密度

はじめに

東京湾における動物プランクトンの出現種および個体群密度の季節変動に関する研究報告は比較的多く存在する (村野 1980, 穴久保・村野 1991, 野村 1993)。これらの知見は動物プランクトンの生活史を明らかにするだけでなく、「捕食者－被捕食者」の関係など生態系内のエネルギーの流れを知るうえで重要であると考えられる。しかし、東京湾に関する研究の多くはカイアシ類など小型動物プランクトンの個体群密度を中心としたものであり、クシクラゲ類に関する知見は極めて少ない。

そこで本章では、カブトクラゲの生活史および生態系内での役割を解明するための基礎データとして、東京湾におけるカブトクラゲの個体群の季節変動、水平および鉛直分布について調べた。さらに、カブトクラゲの個体群をより詳しく解明するため、カブトクラゲのパッチ (不均一分布) を空間的に連続して測定するための観測機器を開発し、カブトクラゲのパッチの特性を考察した。

#### 1 東京湾におけるカブトクラゲの分布

##### 材料と方法

東京湾におけるカブトクラゲの分布密度の測定は 1990 年 6 月から 1994 年 12 月にかけて、東京水産大学の研究練習船「青鷹丸」および実習艇「ひよどり」によって、毎月 1 回、図 3-1 に示す各観測点において行った。

カブトクラゲの採集は目合 330  $\mu\text{m}$  のノルパック (NORPAC) ネットによる海底から海面までの鉛直曳によって行った。1993 年 3 月までの観測では、表層に

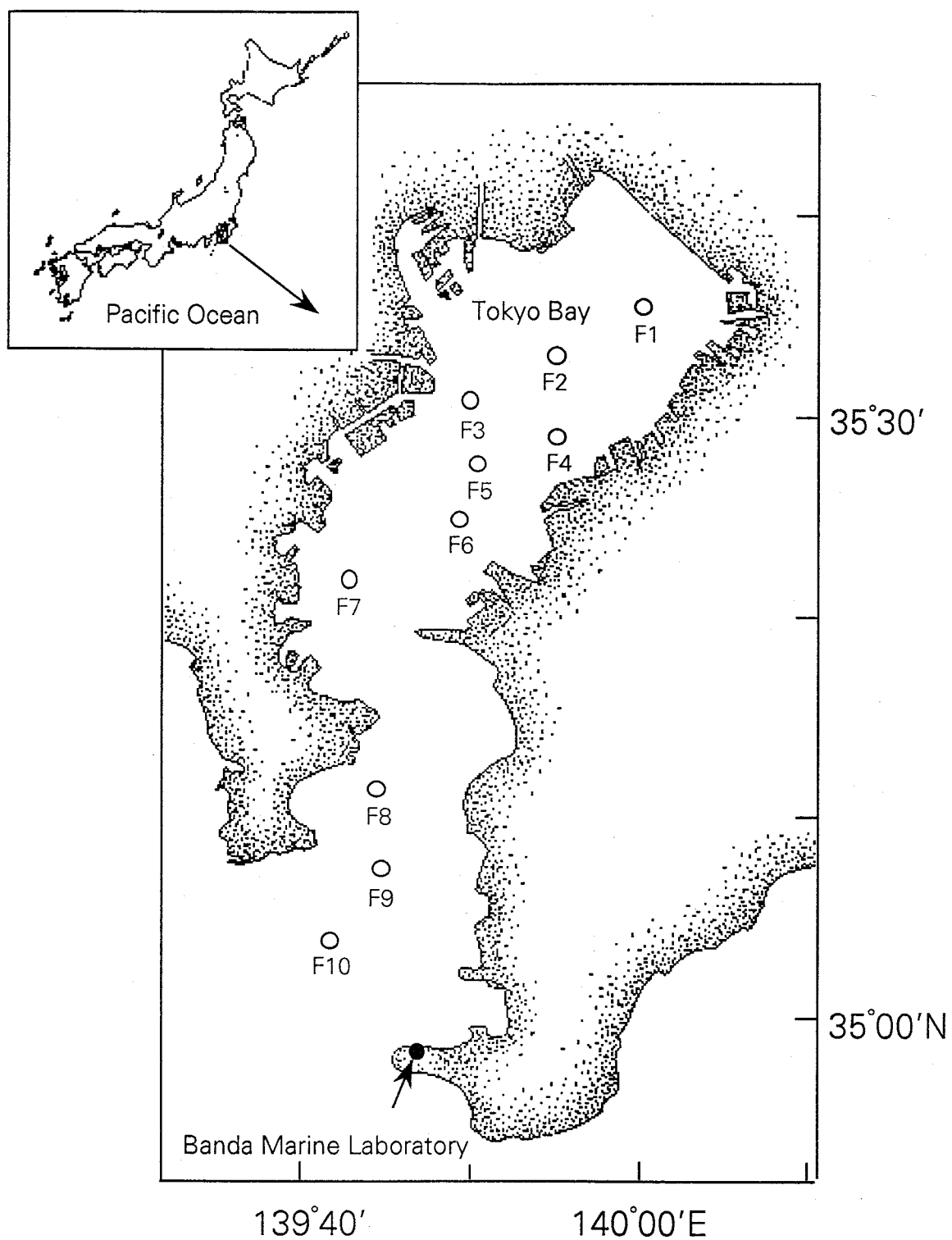


図 3-1 東京湾における観測点の位置図

おけるプランクトンネット（口径 80 cm、目合 3 mm）の 5 分間の水平曳による採集を同時に行った。曳網速度はおよそ 2 ノットである。

採集後、コッドエンド内のサンプルをノルパックネットについては 950 ml マヨネーズビンに、水平曳の採集試料については現場の海水を約 10 l ほど入れた容積 30 l のパンライト水槽に静かに移した。マヨネーズビン中のカブトクラゲは変態個体（全長 15 mm 以上）については目視によって個体数を数え、パンライト水槽中のカブトクラゲは各個体をすくい出しながら計数し、同時に全長を計測した。体構造に損傷を受けた個体については、第 2 章で求めた全長と他の部分長との関係式を用いて、全長を推定した。全長 5 mm 未満の個体については、ネット採集によって破損したカブトクラゲの体組織の一部と区別がつかないため、計数は行わなかった。同じクシクラゲ類であるウリクラゲ *Beroë cucumis* Fabricius が採集された場合には個体数のみを記録した。各観測点における水温および塩分は CTD によって測定した。

1990 年 8 月の観測では、観測点 F1（水深 15 m）においてカブトクラゲの鉛直分布の調査を日中に行った。コッドエンド部に容積約 2 l のプラスチックビンを取り付けた目合 330  $\mu$ m のノルパックネットを用いて、水深 5, 10, 15 m から海面までの鉛直曳によってカブトクラゲを採集し、各層の密度を推定した。

## 結果と考察

### カブトクラゲの鉛直分布

観測点 F1 におけるカブトクラゲの個体数と水温および塩分の鉛直分布を図 3-2 に示す。日中のカブトクラゲは水深 10 m 以深には出現せず、8 割以上の個体が 0–5 m の層に分布した。*Mnemiopsis leidyi*、*Pleurobrachia pileus* および *Pleurobrachia bachei* についても昼間は表層に分布する傾向が見られ、日周鉛

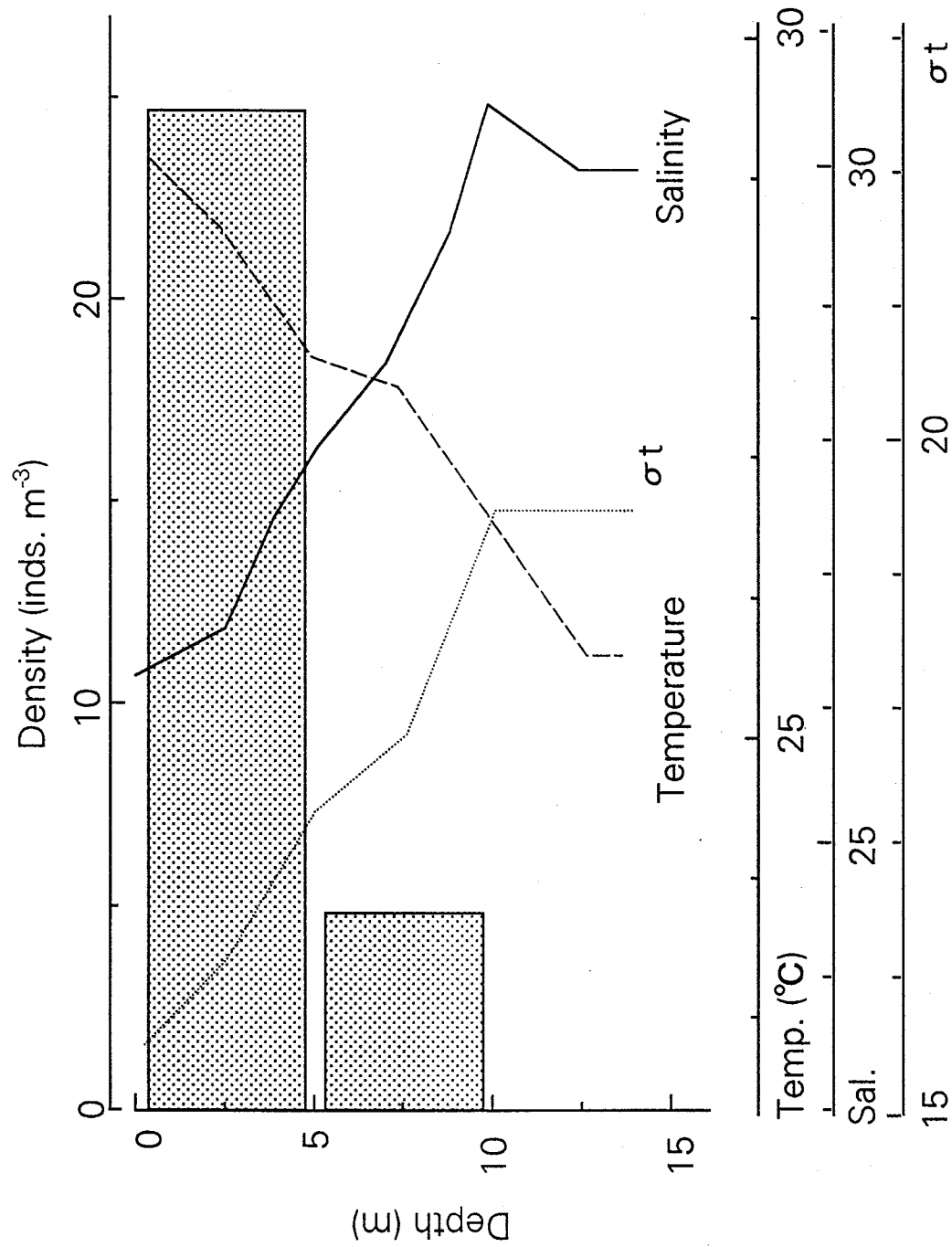


図 3-2 観測点 F1 におけるカブトクラゲの鉛直分布と塩分 (実線)、水温 (長破線) および  $\sigma_t$  (細破線) の鉛直断面図

直移動を行うことが報告されているが (Hirota 1974, Miller 1974, Kremer and Nixon 1976, Wang *et al.* 1995)、カブトラゲの日周鉛直移動に関する知見は本研究では得ることができなかった。

### カブトラゲの個体群密度の季節変化

日中のカブトラゲはすべて水深 0–5 m 層に分布すると仮定して、ノルパツクネットの鉛直曳によって採集されたカブトラゲの個体数を用いて個体群密度を算出した。個体群密度の季節変化は各観測点ではほぼ同じ傾向であった。そこで、代表的な観測点である F3 および F6 について、カブトラゲが多数出現する 7–12 月の個体群密度の変動を求めた (図 3-3)。カブトラゲが大量に発生する時期は各年で大きく異なり、8–12 月にかけてみられた。パムリコ川河口域に出現する *M. leidyi* の個体群密度は、4–5 月と 9–10 月の年 2 回のピークを持つことが報告されているが (Miller 1974)、東京湾におけるカブトラゲについては明確な傾向は見られなかった。

カブトラゲの個体群密度の最大値は年によって大きく異なり、ほとんど出現しなかった 1992 年を除いて約 5–27 inds. m<sup>-3</sup> の範囲で変動した。この値は他の沿岸海域で報告されているクシクラゲ類の個体群密度に関する最大値の範囲内である (表 3-1)。

カブトラゲの個体群密度は短期間で急激に変動した。1990 年におけるカブトラゲの個体群密度は 8 月にピークに達した後、急激に減少し、9 月においては全く出現しなかった。他の年に関しても同様の傾向が見られた。個体群密度の急激な変動はカブトラゲ類やフウセンクラゲ類のクシクラゲについても報告されており (Hirota 1974, Kremer and Nixon 1976, van der Veer and Sadée 1984, Larson 1986a, Falkenhaus 1996)、クシクラゲ類の個体群密度に関する消長の特徴であるといえる。

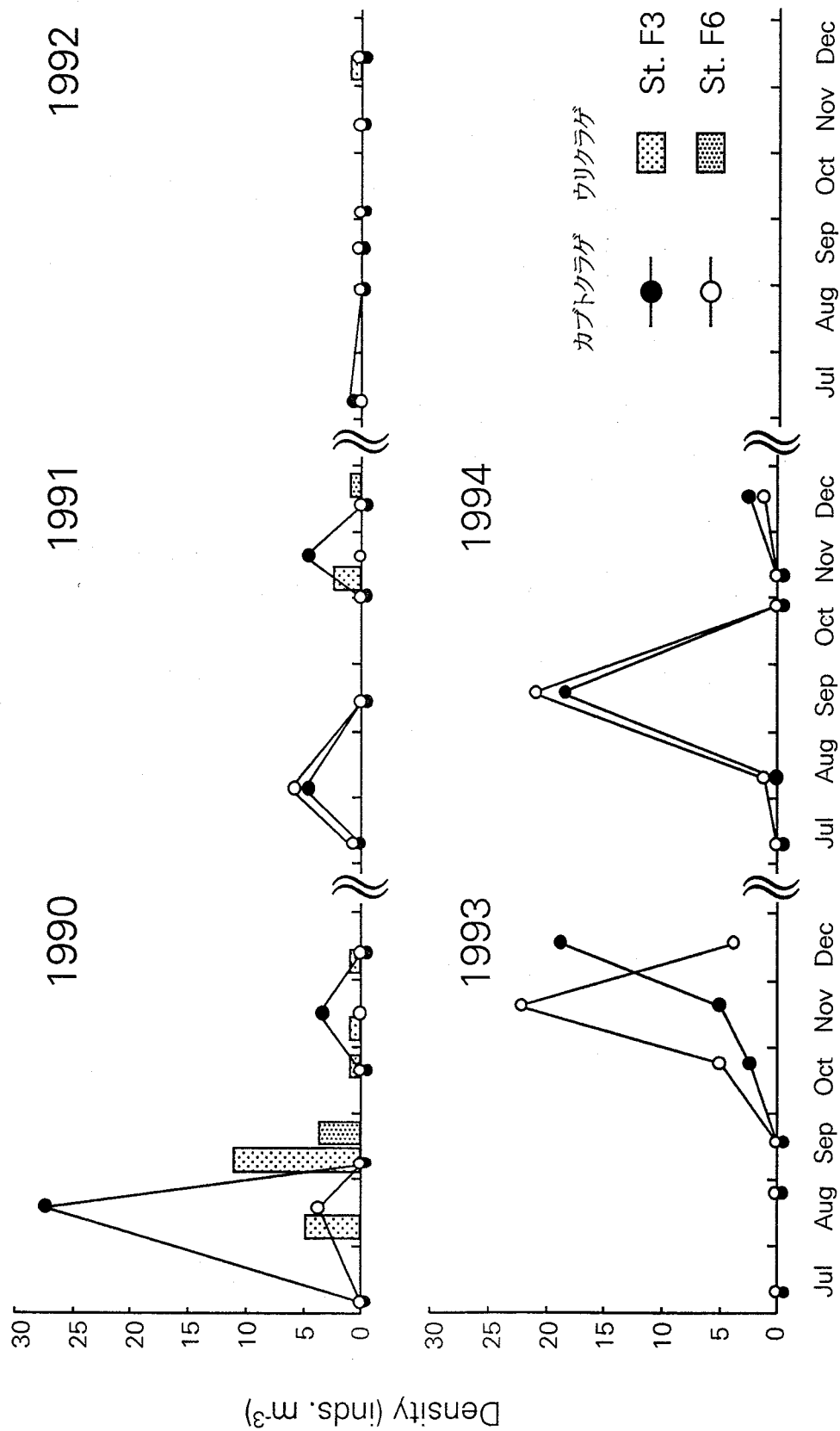


図 3-3 観測点 F6 におけるカブトラガとウリクラガの個体群の季節変化

表 3-1 カブトクラゲと他のクシクラゲとの最大個体群密度の比較。カブトクラゲの生物量は湿重量 1 g=1 ml とし  
て換算した。

Species	Region	Density inds. m <sup>-3</sup>	ml m <sup>-3</sup>	Source
Lobata				
<i>Bolinopsis mikado</i>	Tokyo Bay	5—27	33	This study
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	Narragansett Bay	10—50	20—100	Kremer and Nixon (1976)
<i>M. leidyi</i>	Pamlico River	50—70	30—65	Miller (1974)
Cydippida				
<i>Pleurobrachia pileus</i>	Wadden Sea	0.4—17	—	van der Veer and Sadée (1984)
<i>P. pileus</i>	Seine estuary	33	—	Wang <i>et al.</i> (1995)
<i>P. bachei</i>	La Jolla Bight	20	—	Hirota (1974)
<i>Mertensia ovum</i>	Resolute Passage	70.4	—	Siferd and Conover (1992)
Beroida				
<i>Beroë cucumis</i>	Tokyo Bay	1—11	—	This study
<i>B. cucumis</i>	Resolute Passage	1	—	Siferd and Conover (1992)
<i>B. ovata</i>	Narragansett Bay	1	—	Kremer and Nixon (1976)

有触手綱のクシクラゲ類の個体群密度を減少させる一因として、他のクシクラゲ類を捕食する無触手綱の *Beroë* の存在が挙げられる。*Bolinopsis* 属や *Mnemiopsis* 属および *Pleurobrachia* 属のクシクラゲの個体群密度は *Beroë* による捕食によって急激に減少することが知られている (Hirota 1974, van der Veer and Sadée 1984, Swanberg and Båmstedt 1991, Siferd and Conover 1992, Falkenhaus 1996)。東京湾に出現する無触手綱のクシクラゲはウリクラゲ *B. cucumis* である。ウリクラゲは 1990 年 9 月に東京湾の全域で大量に出現し、観測点 F3 における個体群密度は 1 m<sup>3</sup> 当たり約 11 個体に達した (図 3-3)。このときカブトクラゲの個体群密度は急激に減少した。これはウリクラゲの捕食によるものと考えられる。しかし、それ以外の年では、ウリクラゲはほとんど出現しなかったことから、東京湾におけるカブトクラゲの個体群の変動は必ずしもウリクラゲの捕食の影響にはよらないことが示唆される。

ウリクラゲによる捕食以外の減少要因としては、鉢クラゲ類による捕食が考えられる。Miller (1974) はパムリコ川河口域における *M. leidyi* の個体群の減少要因として、鉢クラゲ類の *Chrysaora quinquecirrha* による捕食を挙げている。東京湾に出現する鉢クラゲ類としては *C. quinquecirrha* と同属のアカクラゲ *Chrysaora melanaster* およびミズクラゲ *Aurelia aurita* が挙げられる。東京湾においてアカクラゲは多く出現しないが、ミズクラゲは多量に出現する。カブトクラゲとミズクラゲとの関係については第 8 章で記述する。

#### カブトクラゲの個体群密度と水温および塩分との関係

1990 年 6 月から 1995 年 1 月までの東京湾内湾における観測点 F6 および F7 におけるカブトクラゲの個体群密度と水温および塩分との関係を図 3-4 に示す。カブトクラゲの高い個体群密度は水温約 18℃以上で見られる。水温 18℃以上では、カブトクラゲの個体群密度と塩分との間には明確な関係は見られなかったこと



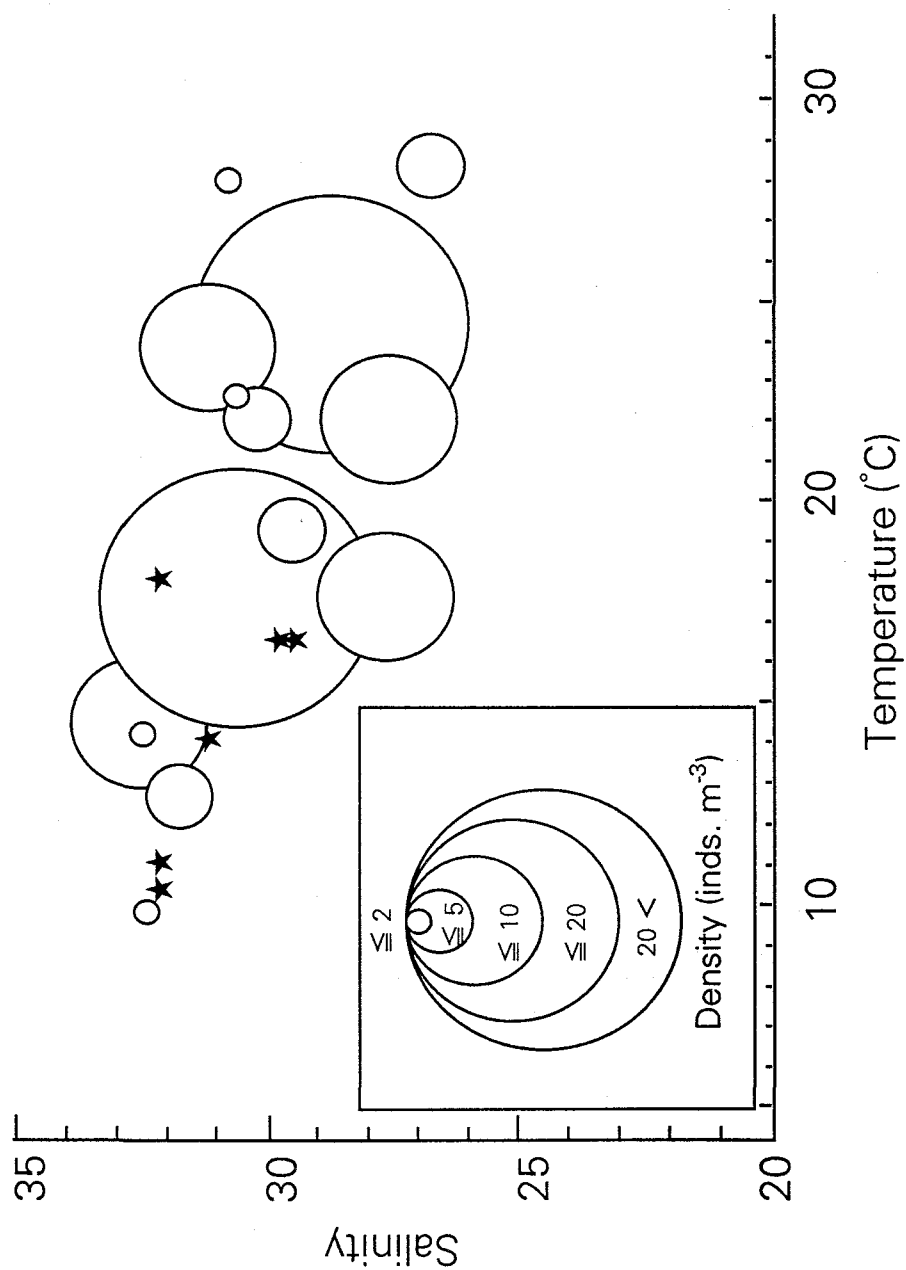


図 3-4 観測点 F6 および F7 におけるカブクラゲの個体群密度と水温・塩分との関係。1990年 6月から 1995 年 1 月までのデータを用いた。★印はプランクトンネットの水平曳によってのみ採集された場合を表す。

から、東京湾におけるカブトクラゲの個体群密度の増加は移流などの物理的な影響をそれほど受けていないことが示唆される。従って、東京湾内湾に出現するカブトクラゲは内湾で再生産し、成長する個体群であると考えられる。

### カブトクラゲの全長組成の季節変化

1990 年 8 月から 1991 年 2 月の間は、観測点 F1-F6 に出現したカブトクラゲの全長に関するデータを継続的に得ることができたので、全長組成の季節変化について解析した (図 3-5)。8 月および 10 月におけるカブトクラゲの全長組成では 5-15 mm の小型の個体が多数を占め、45 mm 以上の個体は出現しなかった。カブトクラゲは高い水温下では産卵に多くのエネルギーを配分し、成長にエネルギーを配分しないことから (第 7 章)、東京湾におけるカブトクラゲは夏期から秋期にかけて活発に産卵を行っていることが示唆される。全長 5-15 mm の小型個体は 12 月から 2 月の間にも出現した。従って、東京湾におけるカブトクラゲは冬期にも産卵を行っている。

### カブトクラゲと動物プランクトンの個体群密度との関係

クシクラゲ類の大量発生時には、その摂餌によって餌となる動物プランクトンの現存量が激減することが知られている (Deason and Smayda 1982a)。そこで、カブトクラゲが大量に出現した 1990 年 8 月のカブトクラゲの個体群密度と動物プランクトン現存量との関係を調べた。動物プランクトンとしては、東京湾において最も多く出現するカイアシ類を用い、代表的な 3 種 (*Oithona davisae*, *Acartia omorii*, *Paracalanus parvus*) について個体群密度の変動を求めた。カイアシ類の個体群密度は野村 (1993) によってまとめられたデータを引用した。

カイアシ類の個体群密度はカブトクラゲが大量に発生した 8 月において急激に減少した (表 3-2)。東京湾における *A. omorii* および *P. parvus* の主な出現

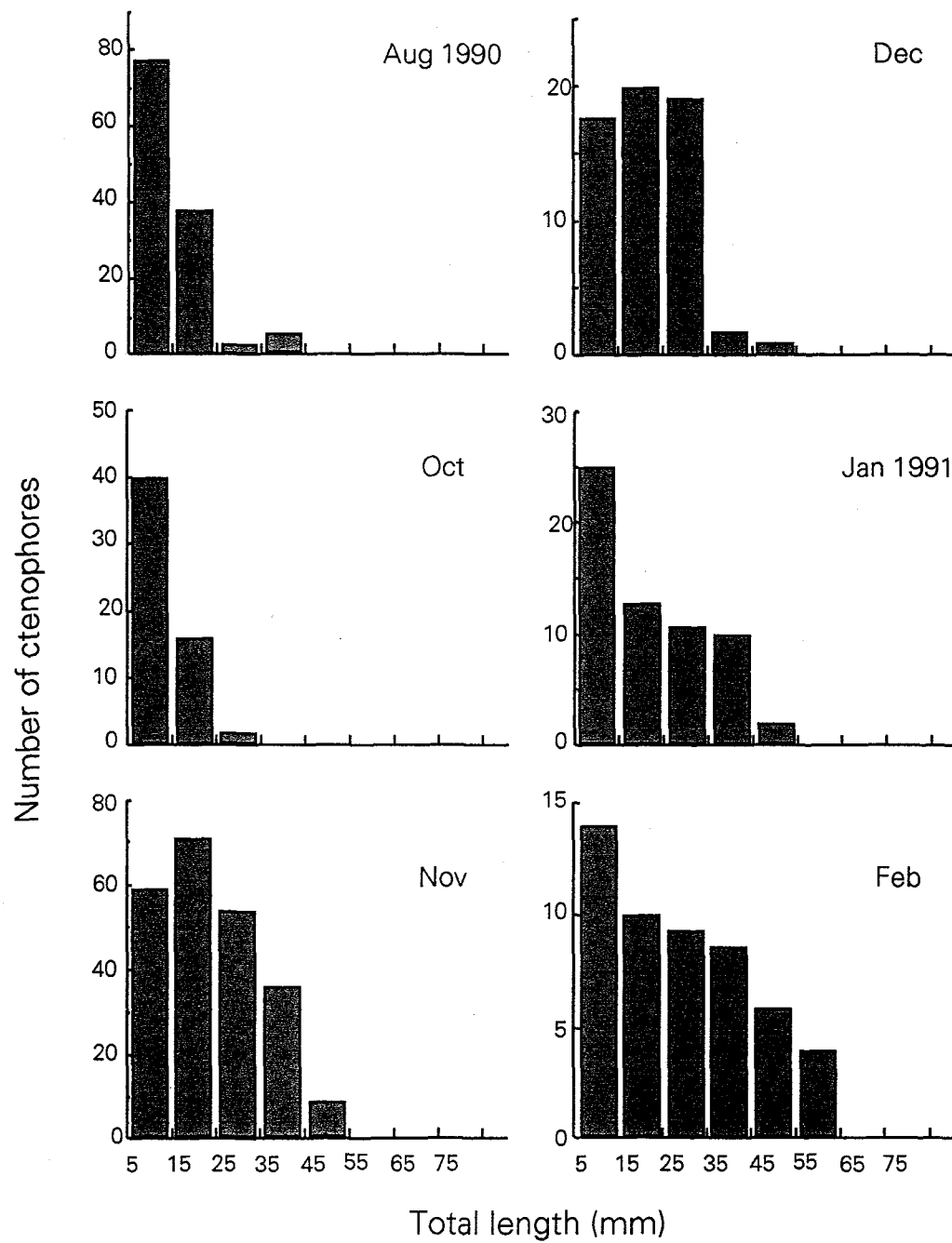


図 3-5 東京湾に出現したカブトクラゲの全長組成の季節変化。階級は $\leq TL <$ である。

図 3-2 1990 年、観測点 F6 における 3 種のカイアシ類とカブトクラゲの現存量の月変動。カイアシ類のデータは野村 (1993) より引用。カブトクラゲの密度は F3 および F6 の平均値。密度の単位はすべて inds m<sup>-3</sup>。

	<i>Oithona davisae</i>	<i>Acartia omorii</i>	<i>Paracalanus parvus</i>	<i>Bolinopsis mikado</i>
July	210,000	193	108	0
Aug	110,000	4	94	16
Sept	80,000	0	193	0
Oct	60,000	0	133	0
Nov	170,000	100	1547	2

期はそれぞれ 1-6 月および 10-2 月であり、*O. davisae* は 7-9 月に高密度に出現する (野村 1993)。*Oithona davisae* の 7-9 月の個体群密度は通常およそ 250,000-1041,000 inds. m<sup>-3</sup> の範囲内であり (穴久保・村野 1991、野村 1993)、1990 年 8 月の *O. davisae* の密度は非常に低い。従って、1990 年 8 月におけるカイアシ類現存量の減少要因は、季節変動によるものだけではない。

カイアシ類の個体群密度の減少原因としては、カブトクラゲの摂餌以外に、東京湾に多産するカタクチイワシなどの魚類やミズクラゲによる摂餌が考えられる。しかし、魚類の餌として、*Oithona* 属のカイアシ類は体サイズが小さすぎる (Omori *et al.* 1995)。ミズクラゲは東京湾では例年夏期から秋期にかけて大量に出現するが、1990 年におけるミズクラゲの出現のピークは 11 月であり、8 月の密度は約 0.1 inds. m<sup>-3</sup> であった (Omori *et al.* 1995)。さらに、ミズクラゲは *Oithona* 属のカイアシ類を積極的に捕食しないと考えられている (大森 私信)。以上のことから、8 月におけるカイアシ類の個体群密度の減少は、主にカブトクラゲの摂餌によることが示唆される。

## 2 ビデオ撮影装置によるカブトクラゲのパッチの測定

### 材料と方法

カブトクラゲのパッチの観測は 1996 年 6 月から 11 月にかけて、坂田実験実習場のボート「SAGITTA III」によって、実験場沖合の海域において行った。観測日時の詳細は表 3-3 に示す。

本研究で開発したビデオ撮影装置の概要を図 3-6 に示す。本観測器は CCD カメラを用いて撮影管内を通過するカブトクラゲを撮影し、ケーブルによって船上の録画装置に伝える方式である。撮影部はアクリル製の板および筒によって

表 3-3 坂田沖におけるカブトクラゲのパッチの観測。10 月における観測では観測開始からおおよそ 40 分後に曳航速度を  $23 \text{ m min}^{-1}$  から  $29 \text{ m min}^{-1}$  に上げた。

Date	Time (LMT)	Towing speed ( $\text{m min}^{-1}$ )	Distance (m)	Water filtered ( $\text{m}^3$ )
6/26	9:50—10:34	24	1056	530
7/23	9:20—11:10	29	3190	1603
8/20	13:25—15:25	21	2520	1267
9/05	9:15—11:15	17	2040	1025
10/17	13:30—15:17	23, 29	2863	1439
11/29	13:29—14:14	25	900	452

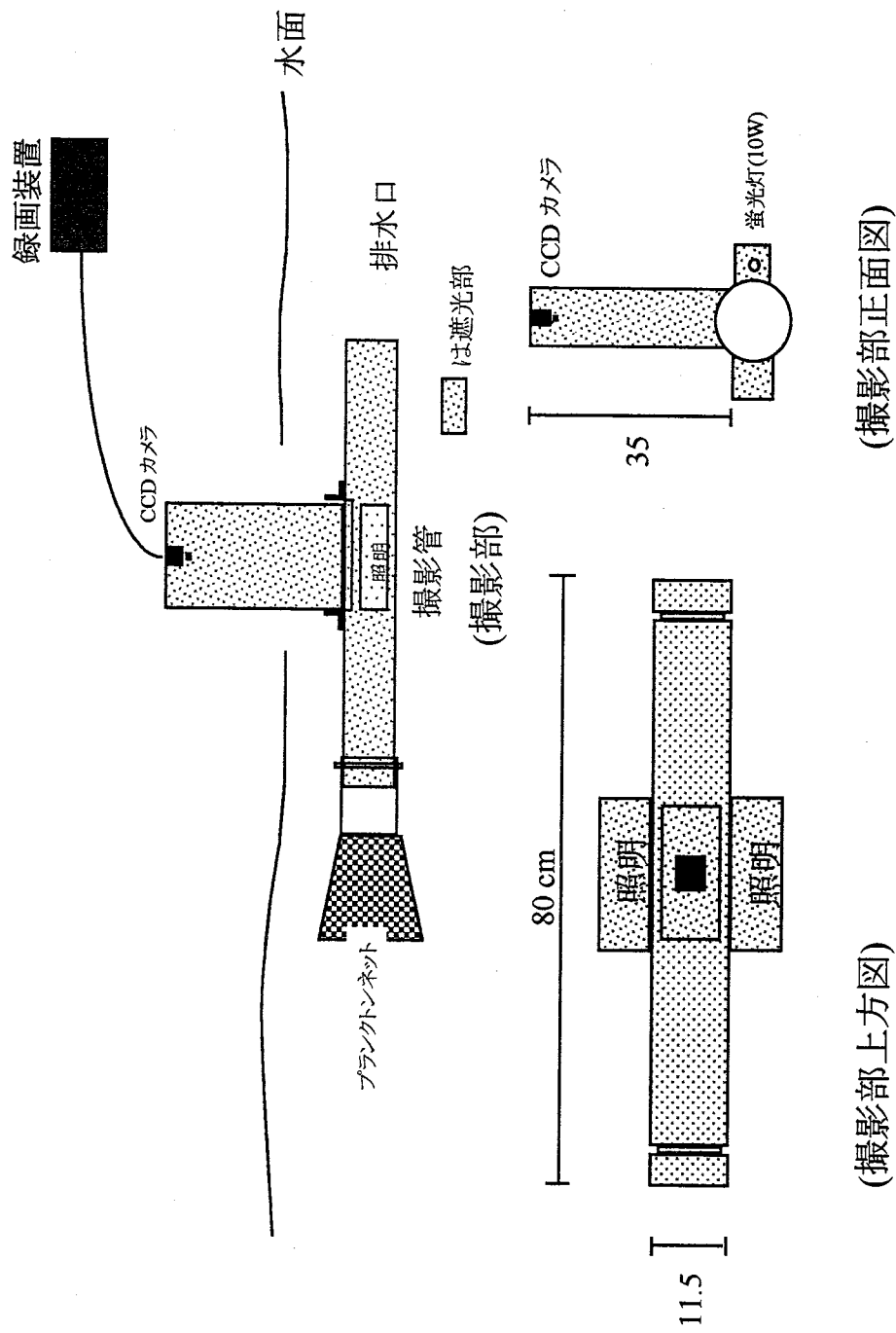


図 3-6 ビデオ撮影装置の概略図。

作成し、内外部を「艶消し黒」色に塗装して、照明光が乱反射することを防止した。撮影装置には CCD カメラ (アールエフシステム研究所製, CD-5C)、録画装置には 8 ミリビデオカセットレコーダー (ソニー製, GV-SX50) を使用した。照明用の光源としては 10 ワットの蛍光灯を用い、撮影管の両側に配置した。電源には 12 ボルトのバッテリーを用いて、100 ボルトの交流に変換して使用した。

ビデオ撮影装置による調査方法は次の通りである。

- ① プランクトンネット (口径 80 cm、目合 1 mm) を取り付けたビデオ撮影装置を表層で水平曳し、ネットによって集められ撮影管内を通過して行くカブトクラゲを録画する (図 3-7)。
- ② 研究室においてビデオテープを再生し、一定時間内に通過した個体数を計数し、同時にカブトクラゲの全長を計測する。カブトクラゲの全長の計測が困難な場合は他の形質の長さを測り、全長との関係式 (第 2 章) を用いて全長に変換する。
- ③ 観測時のボートの対水速度をビデオ画像に写る「流れ藻」などを利用して約 5 分ごとに測定する。本研究ではこれらの平均値を対水速度とする。
- ④ 対水速度に曳航時間を掛けることによって曳航距離を求め、濾水量を計算し、カブトクラゲの個体群密度を算出する。

ビデオ画像から対水速度を推定する場合の問題点として、狭い撮影管を通る際に生じるジェット効果により、カブトクラゲの通過速度が速くなることが挙げられる。そこで、ビデオ画像から推定する対水速度と実際の速度との差を調べるため



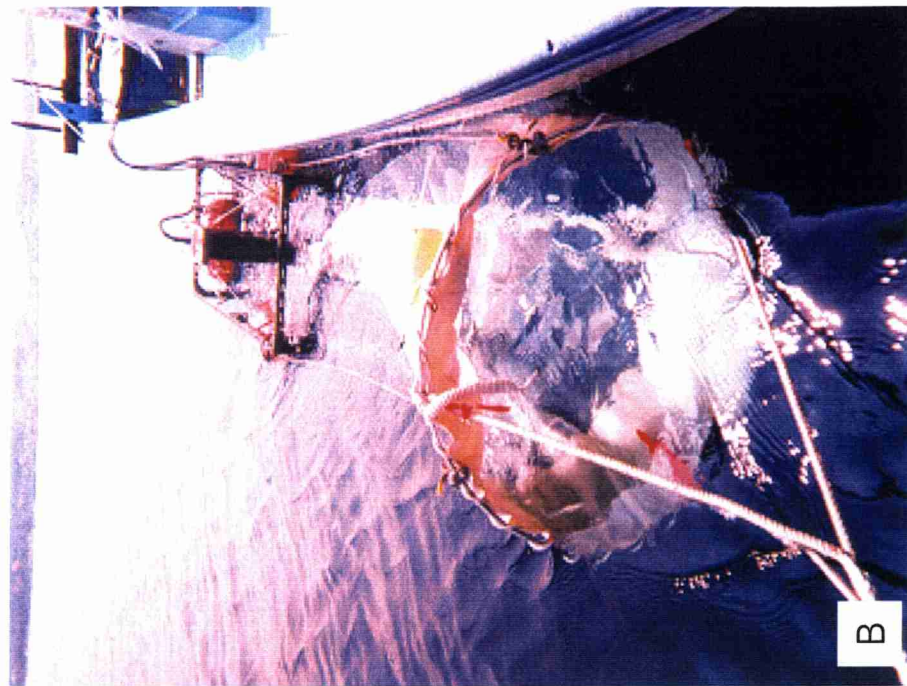
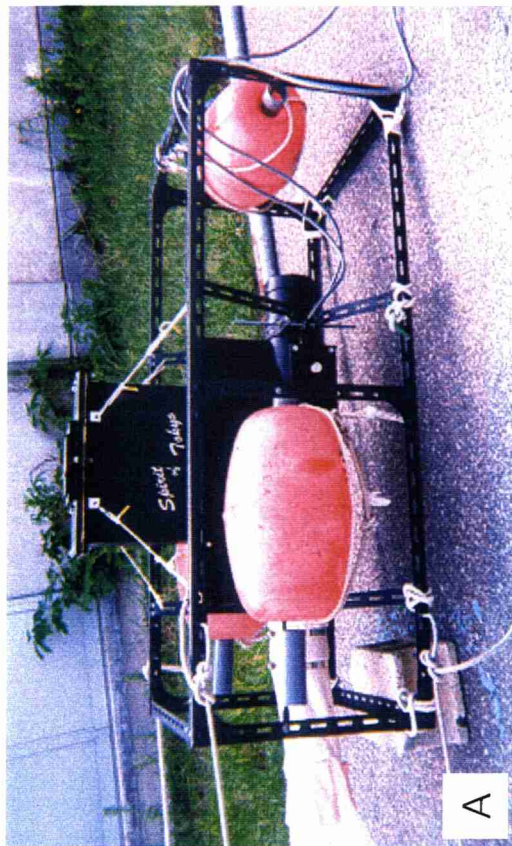


図 3-7 ビデオ撮影装置。A: 撮影部横側。破損防止のため鉄製のフレームで撮影部を保護している。オレンジ色の球体はフロートである。B: ビデオ撮影装置による観測。右上の青色のコンテナ内にビデオ録画装置およびバッテリーを配置している。

に、11 月における観測は、ネット枠内に濾水計を取り付けて行った。

6, 7, 8 月における観測は観測位置を確認するために GPS を搭載して行った。8 月における観測の航跡図を図 3-8 に示す。全ての観測について、調査を開始した位置は海岸線などを目安にしておよそ同じとなるようにした。観測は坂田実験場沖から館山湾方面に向かって航行しているときに行った。観測は最大 2 時間行い、海況によって観測時間を変更した (表 3-3)。

## 結果と考察

### 2-1 ビデオ撮影装置の基本性能

本研究で開発したビデオ撮影装置により観測可能な水深は表層のみである。昼間のカブトクラゲは大部分が表層に分布すると考えられることから (前節参照)、カブトクラゲのパッチおよび個体群密度を調べる上で問題はない。

### 対水速度の推定

11 月の観測においてプランクトンネットに取り付けた濾水計は回転数 10878 を示した。この濾水計のキャリブレーションの値 ( $1027 \text{ 回転 } 100 \text{ m}^{-1}$ ) を用いて観測時の対水速度を求めた結果、 $1478 \text{ m h}^{-1}$  と推定された。ビデオ画像より推定した 11 月の観測における対水速度は  $1518 \text{ m h}^{-1} (\pm 342 \text{ SD})$  であり、濾水計を用いた推定値とほぼ等しい。これは大きな目合のプランクトンネットを使用したことにより濾水効率が高くなり、ジェット効果があまり生じなかったためであると考えられる。従って、ビデオ画像によって推定された対水速度に関して、ジェット効果を考慮に入れた補正は必要ないと判断される。各月の対水速度については 表 3-3 に詳細を示す。

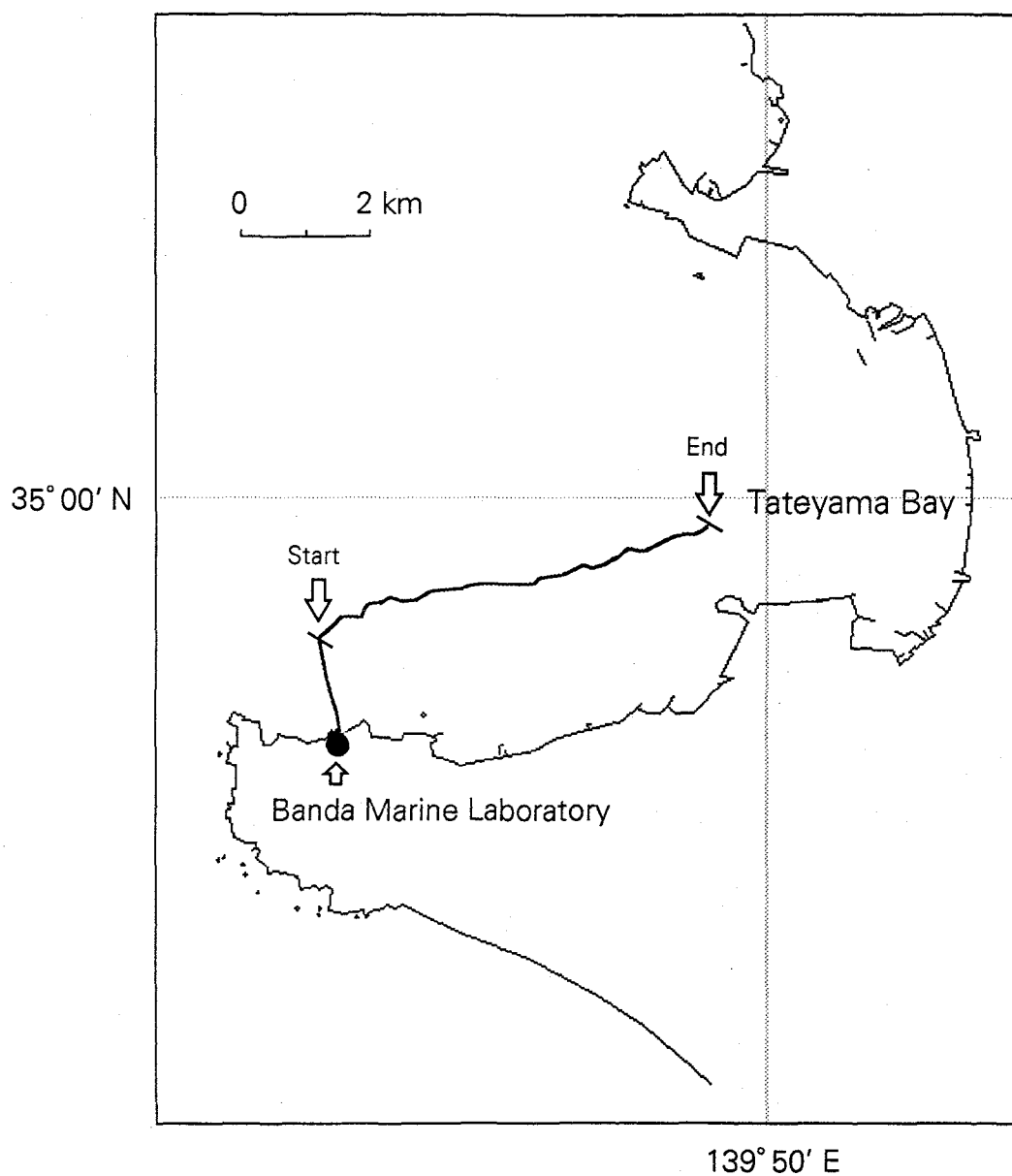


図 3-8 8月の観測における航跡図。矢印は観測開始位置と終了位置をそれぞれ示す。

## カブトクラゲの識別

観測期間中にビデオ撮影装置によって撮影されたカブトクラゲ（全長約 15 mm と 50 mm）を図 3-9 に示す。両個体とも照明光を反射する櫛板および咽頭を画像より確認することができる。このようにビデオ画像からカブトクラゲを識別する際には、光を反射する櫛板および咽頭の存在を目安にした。

図 3-9 に示した画像は対水速度が  $1400 - 1700 \text{ m h}^{-1}$  の条件下で録画されたものである。対水速度が  $1700 \text{ m h}^{-1}$  (0.9 ノット) 前後であれば、全長 15 mm 以上の個体は十分に識別できる。

Kremer and Nixon (1976) によって開発された個体群密度の連続観測器はクシクラゲ (*M. leidyi*) の発光をセンサーで感知して個体数を推定する方式であり、船速約 5 ノットでの曳航が可能である。カブトクラゲは発光しないため、この方法を用いることができない。ビデオ撮影装置は録画した画像を研究者がチェックし、カブトクラゲを識別しなければならないため、パッチを観測するには長距離（長時間）にわたって撮影装置をゆっくり曳航することが必要となる。本研究で開発したビデオ撮影装置はカブトクラゲを識別可能な曳航速度（対水速度）が低いことから、小型ボートを用いた長時間観測ではバッテリーを増やすなどの工夫が必要である。

## 2-2 カブトクラゲのパッチの解析

1996 年度はカブトクラゲの発生が遅く、坂田沖での調査では 6-9 月にはカブトクラゲを認めることができず、10 月の観測においてのみ確認することができた。11 月における観測は強風で白波が立つ悪天候下での調査となった。このときの観測ではカブトクラゲの個体群を確認することができなかった。*Mnemiopsis leidyi* は悪天候下では海底近くに移動することが報告されている (Mayer 1912, Miller

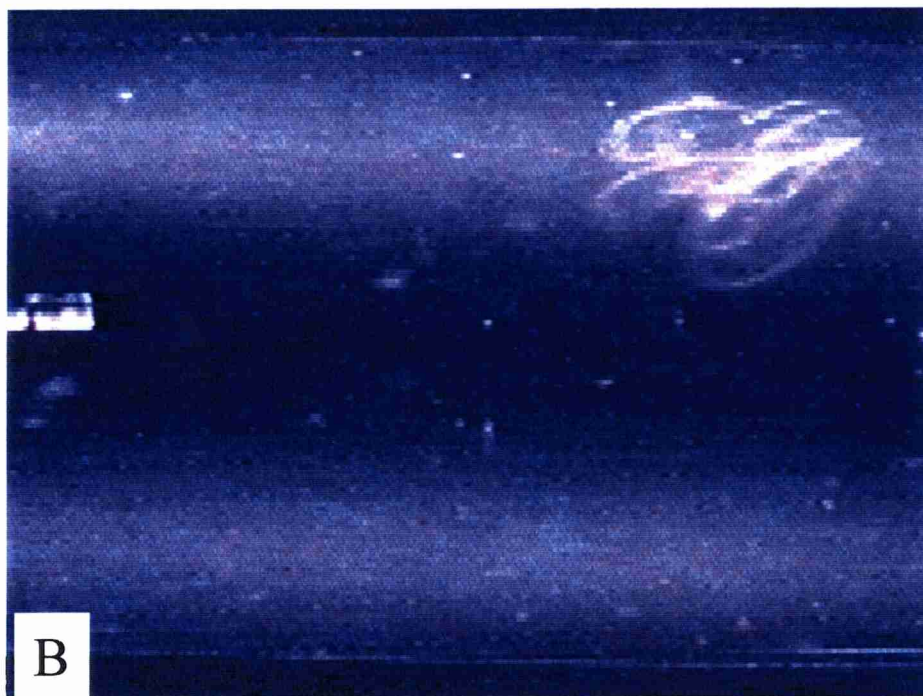
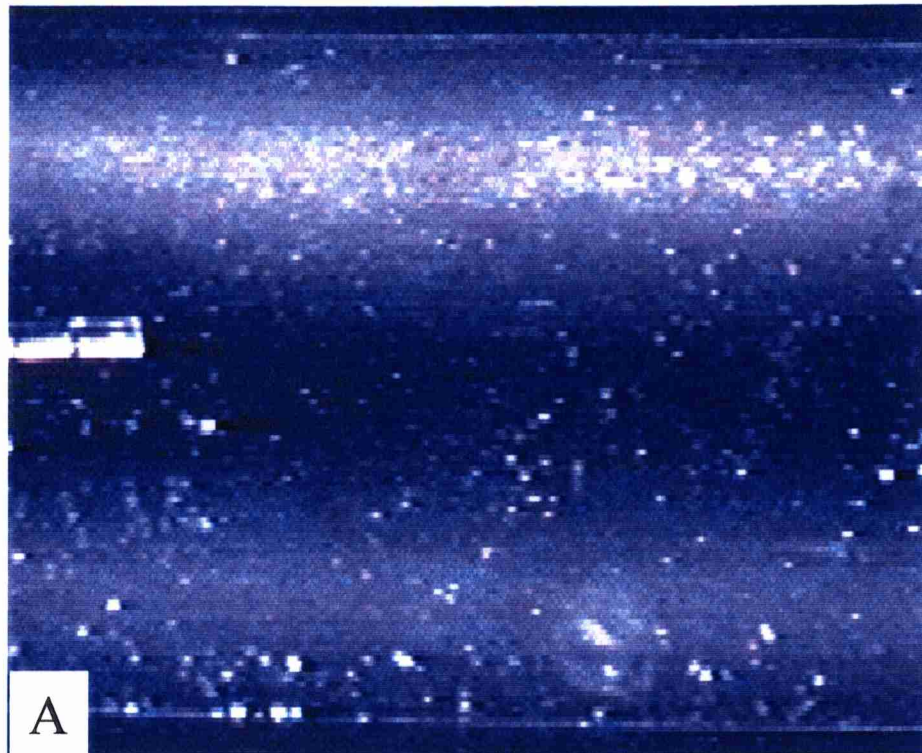


図 3-9 ビデオ撮影装置によって記録されたカブトクラゲ。A: 全長 15 mm、B: 全長 50 mm。画像中央部の白線はスケールバー (1目盛 10 mm) を表す。



1974)。カブトクラゲがそのような鉛直移動を行った場合、ビデオ撮影装置では対応することができない。悪天候により観測時間が通常の半分以下であることや、カブトクラゲの鉛直移動の可能性から判断して、11月の坂田沖におけるカブトクラゲの個体群の存在については不明である。

### カブトクラゲの全長組成

10月に出現したカブトクラゲの個体群の全長組成を図3-10に示す。全長15 mm未満の個体についてはビデオ画像から識別する際の信頼性が低いため、全長頻度分布図には含めなかった。10月のカブトクラゲの個体群は全長15–25 mmの小型の個体が最も多く出現し、全長65 mmを越す大型の個体が少数確認された。

### カブトクラゲのパッチ

ビデオ画像から1分間当たりのカブトクラゲの出現数を集計して個体群密度を計算し、曳航距離との関係を求めた(図3-11)。パッチに関する定義は明確ではないが、本研究では個体群密度(0を含む)を平均し、その値( $0.18 \text{ inds. m}^{-3}$ )以上の密度をパッチと定義する。カブトクラゲのやや小規模なパッチは観測開始位置から約400および1100 mの付近に、明確なパッチは約2500 m付近に出現した。カブトクラゲの個体群密度の最大値は2500 m付近における $2.4 \text{ inds. m}^{-3}$ であり、東京湾内湾で大量発生した1990年8月の個体群密度の1/10以下である。

### パッチの距離スケール

10月の調査において最も大きかったのは、観測開始位置からおよそ2000–3000 mに渡って出現したパッチである。このパッチの距離スケールは約1000 m

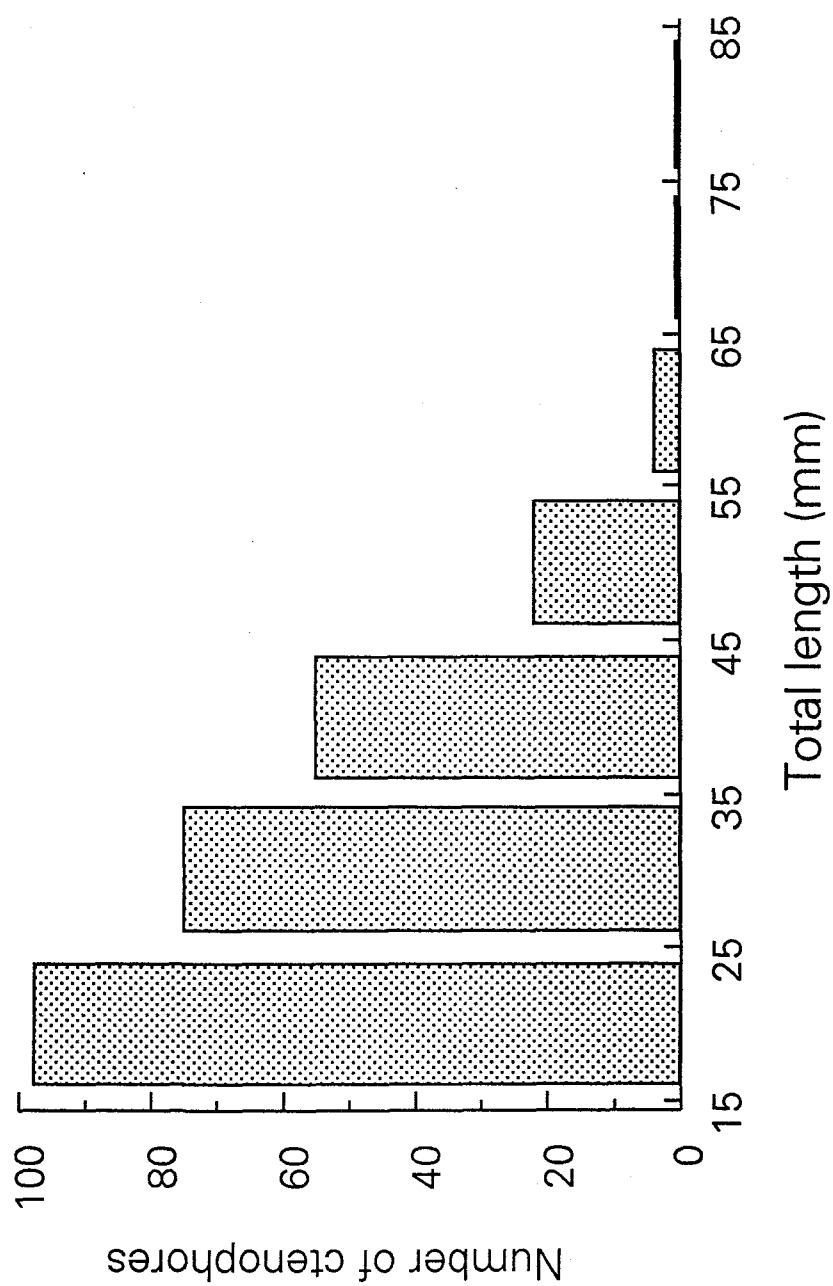


図 3-10 10 月の坂田沖における観測で測定されたカブトクラゲの全長組成。階級は  $\leq TL <$  である。

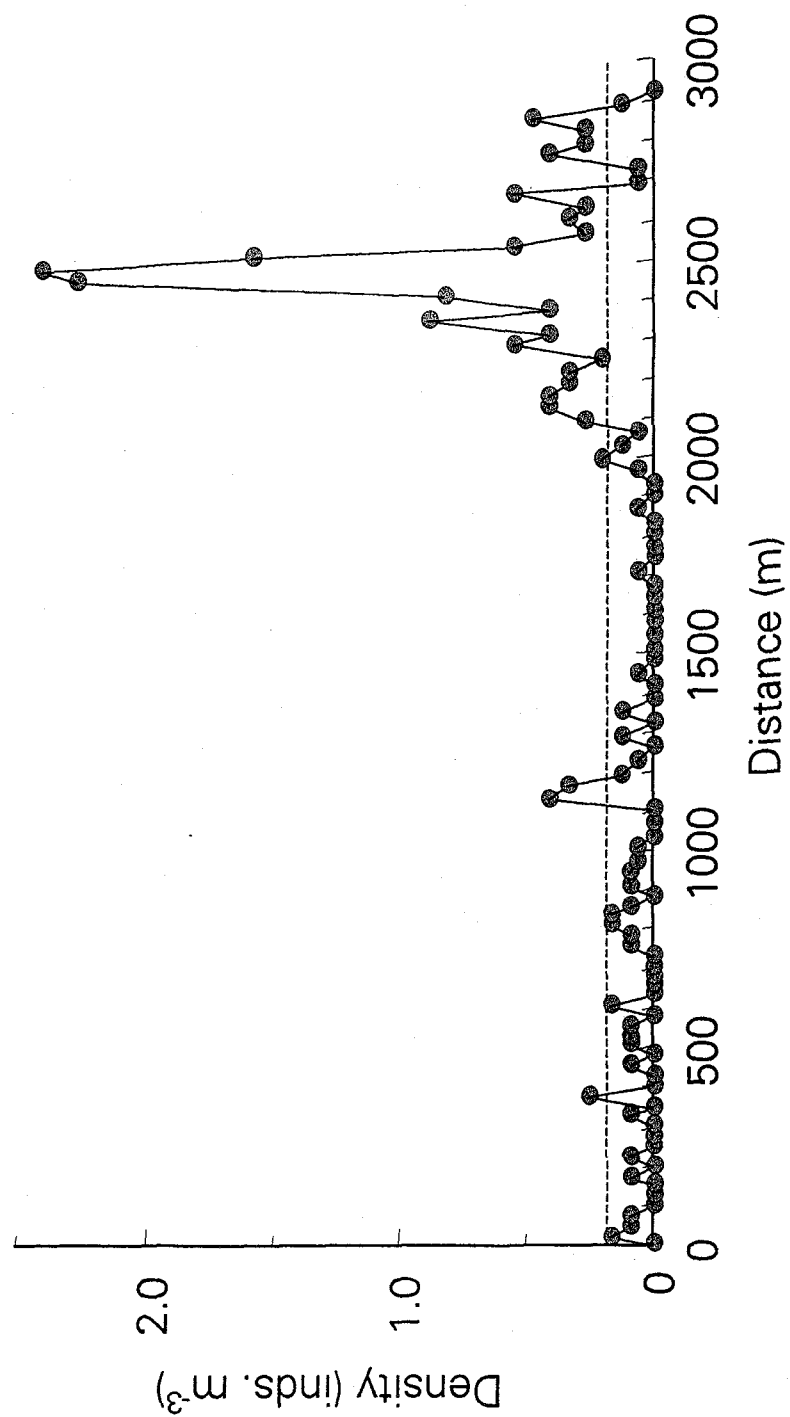


図 3-11 カブトクワゲの個体群密度と観測開始点からの距離との関係。破線はカブトクワゲのパッチの基準となる密度、0.18 inds. m<sup>-3</sup>を示す。



と推定される。ナラガンセット湾における *M. leidy* のパッチは、大量発生時には数キロに渡ることが Kremer and Nixon (1976) によって報告されている。本研究で得られたカブトラゲのパッチのスケールは *M. leidy* のパッチと比較して非常に小さい。*Mnemiopsis leidy* のこの時の個体群密度は約 30 inds. m<sup>-3</sup> であることから (Kremer and Nixon 1976)、個体群密度の違いがパッチの距離スケールの差として現れた可能性がある。

### ネット採集の問題点

カブトラゲの個体群密度が最大となった 2500 m 以降、個体群密度は急激に減少し、2600 m 付近では 0.5、2700 m 付近では 0.1 inds. m<sup>-3</sup> 以下となった。カブトラゲの個体群密度は 200 m の間で 20 倍以上の差が生じることが明らかとなった。カブトラゲのパッチを平均化して個体群密度を正しく評価するためには、水平曳による採集では少なくとも 3000 m 程度の曳網が必要である。

本研究で開発したビデオ撮影装置は、カブトラゲのパッチおよび全長の組成を同時に計測できることから、カブトラゲの個体群の変動を解析するうえで非常に有効であることが明らかとなった。今後、カイアシ類などの動物プランクトンの採集を同時に行うことによって、カブトラゲと動物プランクトンのパッチの分布状態を調べ、「捕食者－被捕食者」の関係を明確にするとともに、カブトラゲの大量発生時に、1 週間間隔でビデオ撮影装置による観測を行うことによって、天然海域におけるカブトラゲの個体および個体群の成長速度を測定する予定である。

近年、ビデオカメラを用いた動物プランクトンのパッチの観測が行われつつある (Davis *et al.* 1992, Lenz *et al.* 1995)。しかし、これらに用いられている機器は非常に高価なものであり、この観測方法の普及を遅らせる一因となっている。ビデオ撮影装置に用いた部品は多くが一般の店舗で購入でき、安価であることから、

今後の普及が期待される。

## 第 4 章 カブトクラゲの摂餌特性

はじめに

クシクラゲ類の摂餌に関して、これまでに多くの研究が行われてきた (Bishop 1967, Baker and Reeve 1974, Burrell and Van Engel 1976, Kremer 1979, Reeve 1980, Mountford 1980, Larson 1987, Kasuya *et al.* 1994)。これらの研究の多くはクシクラゲ類のカイアシ類に対する捕食圧の推定を目的とし、変態後および成体のクシクラゲを対象としたものである。Deason (1982) は幼生期のクシクラゲのカイアシ類に対する捕食圧は成体と同様に高いことを報告している。しかし、クシクラゲの幼生は体サイズが小さいことや、成体と比べて体が脆弱であること等から生態学的な研究があまり行われておらず、摂餌に関する知見は極めて少ない。また、生態系内におけるクシクラゲ類のエネルギー収支を見積もる上で重要な消化効率等に関する研究も少なく、東京湾に出現するカブトクラゲに関しては、これらの知見は皆無である。

本章ではカブトクラゲの消化効率および消化時間について測定し、カブトクラゲの摂餌行動および幼生の捕食速度を明らかにし、カブトクラゲの摂餌特性について考察した。

### 1 カブトクラゲの消化効率と消化時間

#### 材料と方法

カブトクラゲの消化に関する実験は 1992 年 10–11 月および 1994 年 10 月に坂田実験実習場で行った (第 2 章、図 2-1)。幼生と変態個体の採集方法および採集後の処理については第 2 章と同様である。カブトクラゲの餌としては、館

山漁港（第 2 章、図 2-1）においてノルパックネット（目合 330  $\mu\text{m}$ ）の鉛直曳きによって採集したカイアシ類のアカルシア（*Acartia omorii* または *Acartia erythraea*）を用いた。実験用海水としては実習場地先からポンプにより汲み上げられ、濾過槽（砂濾過）を通して供給される海水を用いた。

### カブトクラゲの消化効率

実験は全長 21–60 mm の変態個体を用い、予め濾過海水中に 24 時間入れておくことによって、咽頭内の未消化物が排出され、また卵が放出されるのを待って行った。

一定量の餌の入った 5 l アクリル円形容器にカブトクラゲを 2–3 個体ずつ入れ、遮光した恒温槽内に静置した。1 時間後、カブトクラゲを静かに取り出し、咽頭内に取り込まれた餌の数を透明な体組織を透して実体顕微鏡下で計数した。計数後、直ちにカブトクラゲを Whatman GF/F フィルターで濾過した海水を満たした 1 l ガラス容器中に 1–2 個体ずつ静かに移し入れ、咽頭内の未消化物を排出させた。カブトクラゲの咽頭内が空になったことを確認した後、カブトクラゲを取り除き、容器中の海水をあらかじめ乾燥重量を計測した Whatman GF/C フィルターで濾過することによってカブトクラゲの排出物をフィルター上に収集した。このフィルターを 5 %ギ酸アンモニウムで洗浄し、90℃で 48 時間乾燥させた後、乾燥重量を計測した。フィルターの濾過前後における乾燥重量の差から排出物の乾燥重量を求めた。餌に用いたアカルシア 100 個体の乾燥重量を同様の方法で測定し、摂餌した餌と排出物との重量差から消化効率を計算した。餌密度は 30, 100 および 300 *Acartia* l<sup>-1</sup> とし、実験水温は現場海域の水温に合わせて 25℃に設定した。

## 消化時間の測定

カブトクラゲの消化時間の測定は全長 40–50 mm のカブトクラゲを用いて行った。餌の入ったガラス容器（容積 2 l）中に 1–2 個体のカブトクラゲを入れ、1 時間摂餌させた後、実体顕微鏡を用いて咽頭内に取り込まれた餌数を計数した。計数後、カブトクラゲを 1 l の濾過海水の入ったガラス容器中に 1 個体ずつ入れ、咽頭内の未消化物が完全に排出されるまでの時間を計測した。水温は 22℃に設定した。

天然海域におけるカブトクラゲは咽頭内にわずかな量の餌しか取り込んでいないことが多い。そこで咽頭内の餌数が 2–3 個体となるように、ピペットでカブトクラゲの口の部分に餌を送り込み、消化時間を同様に計測した。

## 結果と考察

### カブトクラゲの消化効率

カブトクラゲの消化効率を図 4-1 に示す。餌密度 30 *Acartia* l<sup>-1</sup> における消化効率は全て負の値となり、餌密度 100 および 300 *Acartia* l<sup>-1</sup> においても、いくつかの個体について負となった。これはクシクラゲ類が粘液に包まれた未消化物を排出すること (Kremer 1979, Reeve *et al.* 1978, Deason and Smayda 1982b)、カブトクラゲを取り除く際に破損した体の一部が排出物と混合したこと等が原因と考えられる。また、餌密度 30 *Acartia* l<sup>-1</sup> においては捕食したアカルシア数が少なかったことから他の餌密度よりも大きな誤差が生じたと思われる。そこで餌密度 30 *Acartia* l<sup>-1</sup> における消化効率およびその他の負の値 (100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における 0.1 %を含む) を除外して、各餌密度ごとに消化効率を平均した。餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における消化効率は 44 % (± 26.0 SD)、餌密度 300 *Acartia* l<sup>-1</sup> では 31.2 (± 24.9 SD) であった。両餌密度における消化効率の間には有意な差は見

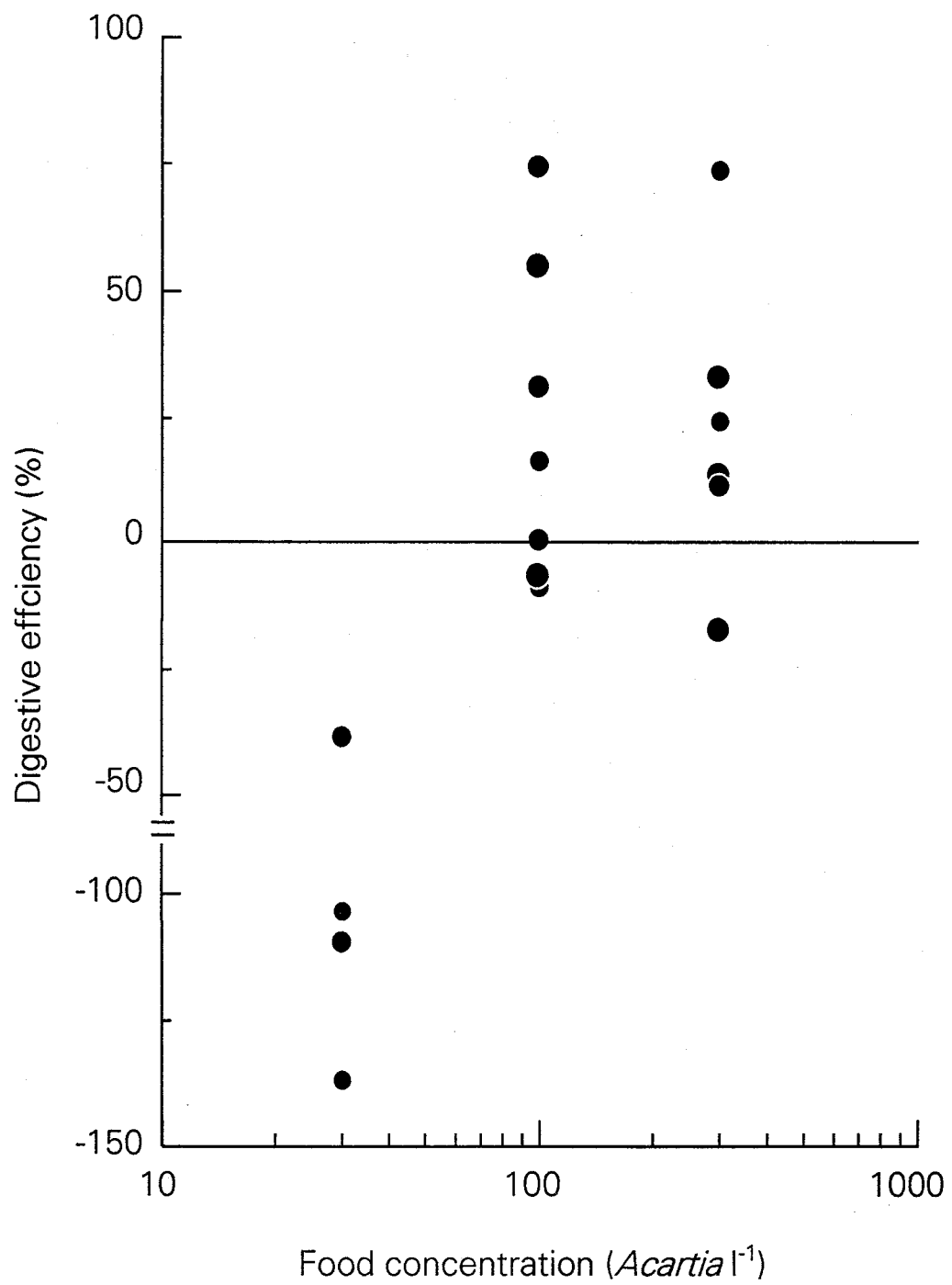


図 4-1 カブトクラゲの消化効率と餌密度との関係。横軸は対数。

られなかった ( $t$ -検定,  $P>0.05$ )。しかし、餌密度 100 *Acartia*  $l^{-1}$  未満では、カブトクラゲの消化効率は高くなることが予想され (第 7 章)、カブトクラゲの消化効率は餌密度に応じて変化すると考えられる。

*Mnemiopsis mccradyi* の消化効率 (餌として主に *Acartia tonsa* を使用) は餌密度 20–100 copepods  $l^{-1}$  では約 80 %、500 copepods  $l^{-1}$  においては約 50 % である (Reeve *et al.* 1978)。餌密度 100 *Acartia*  $l^{-1}$  におけるカブトクラゲの消化効率は *M. mccradyi* のおよそ半分である。カブトクラゲは餌密度に対応して濾水速度を変化させ、低い餌密度において *M. mccradyi* より高い摂餌能力を持つことから (Kasuya *et al.* 1994)、消化効率が低くても摂餌によって十分なエネルギーを得ることができる。

消化実験では、カブトクラゲが咽頭内に取り込んだアカルシアを未消化のまま排出することが観察された。*Mnemiopsis mccradyi* および *Mnemiopsis leidyi* についても高い餌密度の条件下では取り込んだ餌をほとんど消化しないままに排出する (Reeve *et al.* 1978, Kremer 1979)。クシクラゲ類は刺胞動物等と同様に、餌を取り込む口と排出する口が共通である。そのため、高い餌密度の条件下では餌の取り込みと消化物の排出を効率よく行うことが出来ず、クシクラゲ類は取り込む餌の数が咽頭の容量を超えた場合、咽頭内の餌を未消化のまま排出してしまう (Conover 1978, Reeve *et al.* 1978)。高い餌密度における消化効率の低下はこれが一因であることが示唆される。

Reeve *et al.* (1978) によれば、*M. mccradyi* は餌密度 1000 copepods  $l^{-1}$  で未消化の餌を多く排出するようになる。カブトクラゲに関しては 100 *Acartia*  $l^{-1}$  において既に未消化物の排出が観察された。天然海域においてクシクラゲ類が未消化物を排出する可能性として、餌となるカイアシ類のパッチとの遭遇が考えられる。一般にアカルシアのパッチの密度は 1  $l^{-1}$  当たり数百個体といわれている (Ambler *et al.* 1991)。東京湾ではアカルシアの非常に濃密なパッチ (7553 inds

l<sup>-1</sup>) が報告されている (Nomura *et al.* 1993)。カブトクラゲがこのようなパッチと遭遇した場合、カブトクラゲはカイアシ類を次々と捕食し、消化することなしに排出すると考えられる。本研究で観察された、カブトクラゲによって排出されたアカルシアは、カブトクラゲの粘液によって多数が一塊の状態で底に沈んでいた。このような排出物は重量があることから、沈降速度は小型動物プランクトンの糞粒等と比較してはるかに高い。カブトクラゲの排出物は拡散されることなしに下層へ沈降する可能性が高く、上層と下層とを繋ぐエネルギー輸送のパイプ役として他の動物プランクトンの糞粒などより重要な役割を持つと考えられる。

#### カブトクラゲの消化時間

カブトクラゲの咽頭内のアカルシア数と消化時間との関係を図 4-2 に示す。消化に要する時間は咽頭内のアカルシア数が増加するに従い長くなる傾向が見られた。消化に要する時間は、咽頭内のアカルシア数が 50 個体未満の場合では 118 ( $\pm 24$  SD) 分、50 個体以上では 184 ( $\pm 19$  SD) 分であった。咽頭内のアカルシア数が最大 60 倍に増加するにも関わらず、消化に要する時間の変化は僅かであった。Kasuya *et al.* (1994) によって報告されたカブトクラゲの餌密度と捕食速度との関係式から、1 時間当たり 50 個体のアカルシアの取り込みは餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における捕食速度に相当する。この餌密度は未消化のアカルシアが排出される密度に等しい。消化時間が大きく変化しないのは、未消化のアカルシアの排出に起因することが示唆される。

Reeve (1980) によると *M. mccradyi* は咽頭内に取り込んだ 1–20 個体の *A. tonsa* を消化するのに 1–5 時間を要し、カブトクラゲの消化時間より長い。餌の体サイズはほぼ同じであることから、クシクラゲの消化時間は種間で異なることが示唆される。

本研究ではアカルシアの中に混在していた甲殻類のゾエア幼生がカブトクラ



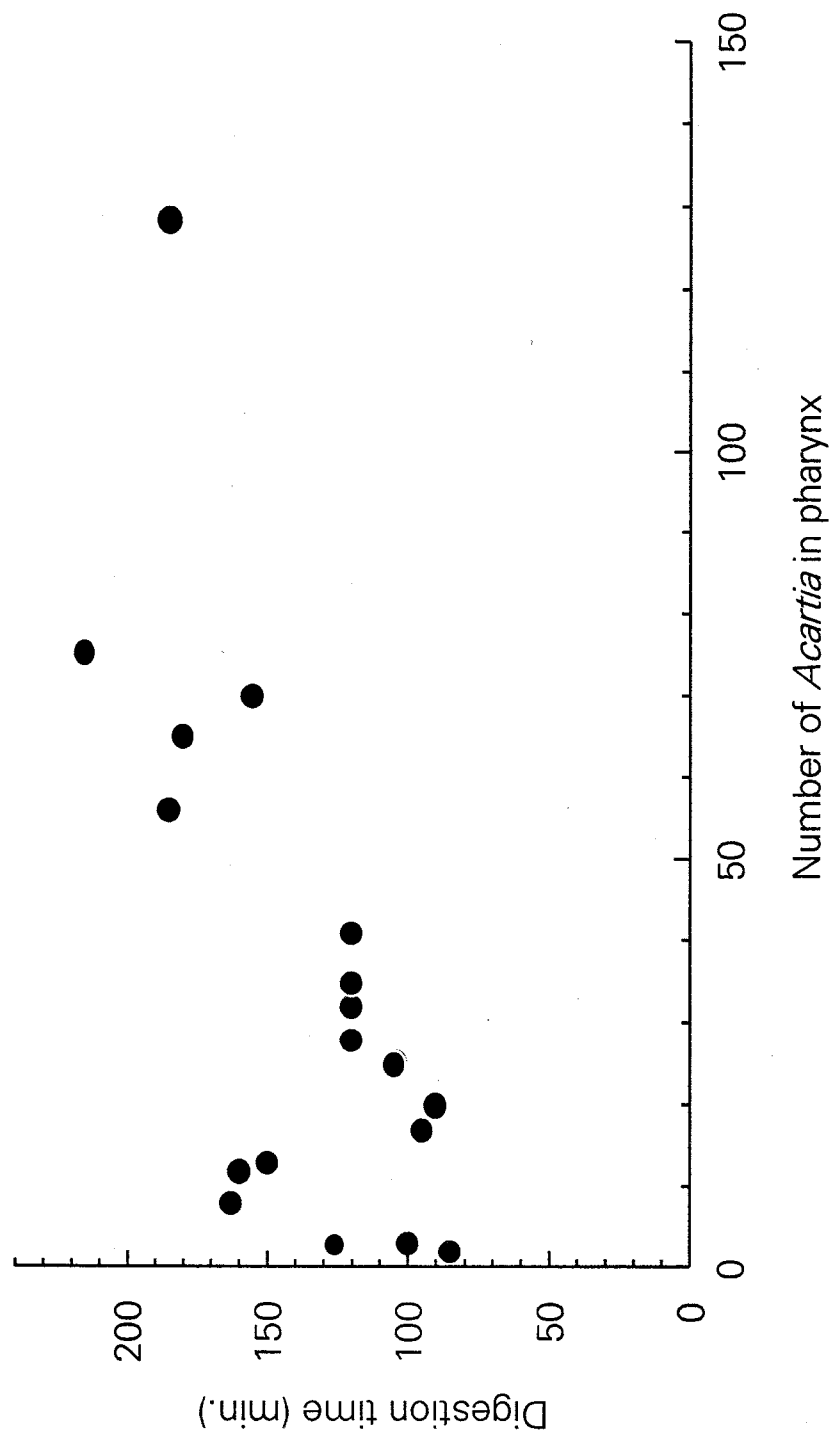


図 4-2 カブトラゲの消化時間と咽頭内の餌数との関係。

ゲによって捕食されているのが観察された。カブトクラゲの咽頭内のゾエア幼生はほとんど原形を留めたままであった。排出されるまでの時間も一緒に取り込まれていたアカルシアが約 120 分であったのに対し、約 150 分を要した。Hirota (1974) は *Pleurobrachia bachei* のカイアシ類に対する消化時間は 30 分前後であるのに対して、枝角類の *Penilia avirostris* の消化には 40 分以上を要することを報告した。Hirota (1974) は枝角類は尾部に棘を持ち、これが咽頭内での移動を妨げていることを考察した。カブトクラゲに取り込まれたゾエアの幼生についても同様のことが考えられる。

## 2 カブトクラゲの摂餌特性

### 材料と方法

摂餌に関する実験は 1994 年 10－11 月にかけて坂田実験実習場で行った。カブトクラゲおよび餌の採集方法は前項と同様である。

### 幼生の摂餌実験

幼生の摂餌実験には Greve (1970) によって考案された飼育容器ダブルキュベット (Double kuvette、容積は約 5 l) を用いた (図 4-3)。餌密度は 3－100 *Acartia* l<sup>-1</sup> とした。カブトクラゲの摂餌は実験容器の容積に影響を受けないことから (Kasuya *et al.* 1994)、餌密度 3 および 5 *Acartia* l<sup>-1</sup> における摂餌実験では、幼生の摂餌による餌密度の極端な低下を防ぐため、10 l のアクリル製円形容器を用いた。両容器ともにアカルシアが均一に分布するようにエアレーションによって容器中の海水を緩やかに攪拌した。全長 7－8 mm の幼生 2－3 個体を一定量の餌の入った容器中に静かに移し入れ、12 時間摂餌させた。実験は光によって

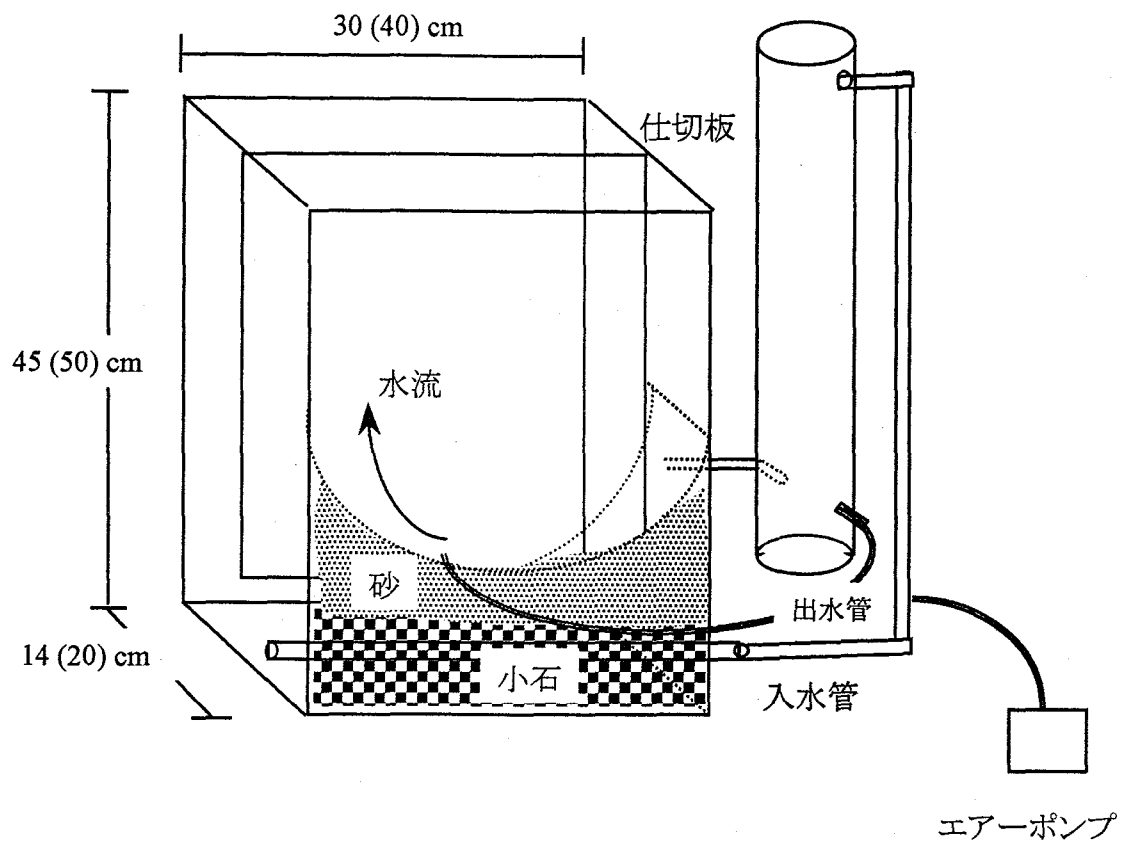


図 4-3 幼生の摂餌実験に用いたダブルキューベツ (Greve 1970) の概略図。数字は容積 5 l のものの寸法、括弧内は 12 l のものの寸法を表す。

アカルシアの分布が不均一とならないように全て暗所で行い、水温は 21℃に設定した。

#### 捕食および濾水速度の計算

餌密度 3 および 5 *Acartia* l<sup>-1</sup> における実験では、実験終了後、カブトクラゲを取り除き、容器中に残されたアカルシアをネットにより濾し集めた。アカルシアをホルマリンで固定した後、実体顕微鏡を用いて個体数を計数した。実験開始時と終了時のアカルシア数の差を Gauld (1951) の式に当てはめることによって幼生の捕食および濾水速度を算出した。

上記以外の餌密度については、実験開始後、任意の時間に幼生の咽頭内に取り込まれたアカルシアの数を目視で計数し、これを数回行うことによって平均値を求めた。咽頭内のアカルシア数の平均値を次式に当てはめることによって幼生の捕食速度 (PR) を算出した。

$$PR = \frac{24 \times I}{t} \quad (Acartia \text{ ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}) \quad (4-1)$$

ここで、I は咽頭内に取り込まれたアカルシア数、t は消化時間をそれぞれ表す。本研究では幼生のアカルシアに対する消化時間は変態個体と等しいと仮定し、2 時間を用いる。

濾水速度 (CL) は摂餌速度から実験終了時のアカルシア数を推定し、次式に当てはめることによって求めた。

$$CL = V \frac{\ln Ac_0 - \ln Ac_{24}}{24 \times N} \quad (\text{ml ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}) \quad (4-2)$$

ここで、V は飼育容器中の海水量 (ml)、Ac<sub>0</sub>, Ac<sub>24</sub> は実験開始時および 24 時間

後のアカルシア数、N は容器中のカブトクラゲの個体数をそれぞれ表す。

### カブトクラゲの摂餌周期の測定

摂餌周期の測定は変態個体を用いて行った。一定量の餌の入ったダブルキュベットに全長 23 mm と 34 mm、31 mm と 43 mm の 2 個体ずつのカブトクラゲを入れた。実験開始から 3 時間毎にカブトクラゲをダブルキュベットから傷を付けないように取り出し、実体顕微鏡下で咽頭内に取り込まれた餌の数を計数した。6 時間毎に、カブトクラゲによって捕食されたアカルシアの数をカブトクラゲの湿重量と捕食速度との回帰式 (Kasuya *et al.* 1994) から推定し、必要量を追加することによって一定の餌密度となるように調整した。捕食および濾水速度は 4-1 および 4-2 式を用いて算出した。明暗周期は 12L:12D とし、水温は 24℃、餌密度は 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> に設定した。

### カブトクラゲの摂餌行動の解析

カブトクラゲの摂餌行動は CCD カメラを用いた録画映像によって解析した。実験には咽頭内の消化物を排出させたカブトクラゲを用いた。約 10 l の Whatman GF/C 濾過海水が入ったガラス水槽 (寸法 23W×12D×18H) 中に 4 個体のカブトクラゲ (全長 38, 42, 47, 55 mm) を入れ、約 1 時間静置した後、撮影を開始した。CCD カメラは水槽内全体が写るように、水槽から約 30 cm 離れた位置に固定した。録画装置には 8 mm ビデオ、撮影用の照明には 2 本の蛍光灯を用いた。餌がない状態におけるカブトクラゲの行動を 1 時間撮影した後、ピペットを用いてアカルシアを静かに添加し、餌を加えた状態でのカブトクラゲの行動を 1 時間撮影した。水温はおよそ 24℃に調節した。

カブトクラゲの遊泳速度は移動距離をモニターから読み取り、要した時間で割ることにより算出した。

## 結果と考察

### 2-1 幼生の摂餌特性

幼生の濾水および捕食速度と餌密度との関係を図 4-4 に示す。触手によって餌を捕食するクシクラゲ (*M. mccradyi* の幼生や *P. bachei* など) の捕食速度は高い餌密度 ( $1000 \text{ copepods l}^{-1}$ )において頭打ちとなることが報告されている (Reeve *et al.* 1978, Reeve 1980)。高い餌密度の条件下では、触手によって捕獲した餌を口に運ぶ動作が、餌との遭遇回数に対応できなくなることが原因と考えられている (Reeve *et al.* 1978)。本研究における幼生の摂餌実験は餌密度  $100 \text{ Acartia l}^{-1}$  までについて行った。この範囲では餌密度に対する捕食速度の飽和は観察されなかった。

幼生の濾水速度は餌密度 3 および 5 *Acartia l}^{-1} で最も高く、約  $100 \text{ ml ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}$  であった。捕食速度は 1 日当たりおよそ  $10 \text{ Acartia ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であった。アカルシア 1 個体当たりの炭素量を  $2.5 \mu\text{g}$  (Kremer *et al.* 1986b) とすれば、幼生が摂餌によって得る炭素量は 1 日当たりおよそ  $25 \mu\text{gC}$  と推定される。それ以上の餌密度では、餌密度の増加にともない濾水速度は低下し、餌密度  $100 \text{ Acartia l}^{-1}$  において約  $30 \text{ ml ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}$  となった。捕食速度は 1 日当たりおよそ  $70 \text{ Acartia ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であり、炭素量に換算すると  $175 \mu\text{g}$  に相当する。*

変態個体は餌密度に応じて濾水速度を変えることが報告されている (Kasuya *et al.* 1994)。幼生も餌密度に対応した摂餌行動をとることが明らかとなった。外洋性の *Bolinopsis vitrea* はカブトクラゲと同様に餌密度に対応して濾水速度が変化するのに対して (Kremer *et al.* 1986b)、内湾性の *M. leidyi* および *M. mccradyi* は餌密度に関わらず、常に一定の濾水速度で摂餌を行う (Reeve *et al.* 1978, Kremer 1979)。クシクラゲの摂餌特性は生息域で大きく異なると考えられる。

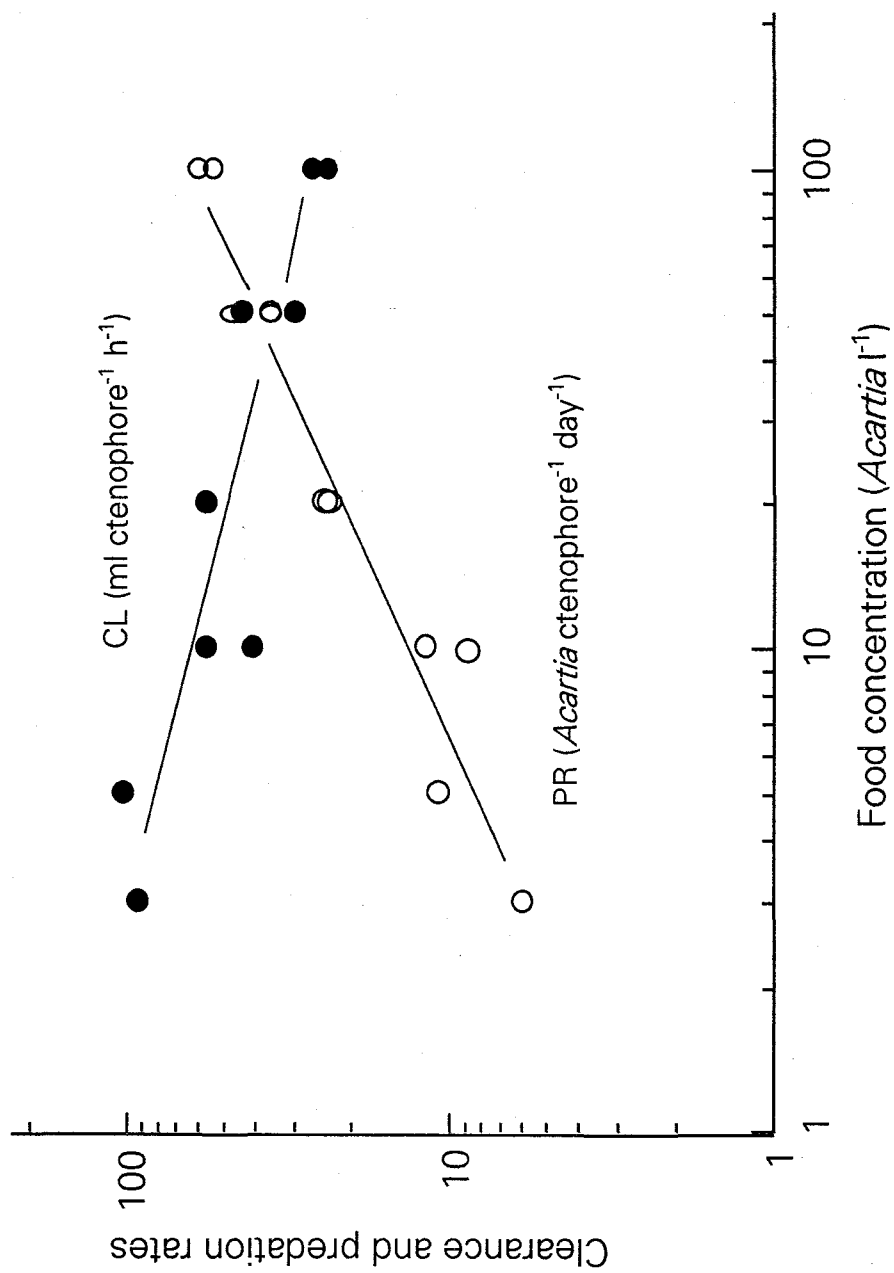


図 4-4 幼生の摂餌 (PR) および濾水速度 (CL) と餌密度との関係。

全長 8 mm の *M. mccradyi* 幼生の濾水速度は、餌密度 7 copepods l<sup>-1</sup> において 1 日当たりおよそ 1 l ctenophore<sup>-1</sup> である (Reeve *et al.* 1978)。カブトクラゲ幼生の濾水速度は餌密度 3–5 *Acartia* l<sup>-1</sup> において 1 日当たり 2.4 l であることから、*M. mccradyi* 幼生の 2 倍以上の摂餌能力を持つ。全長 6–8 mm の *B. vitrea* 幼生の濾水速度は餌密度 5 copepods l<sup>-1</sup> において 1 日当たりおよそ 6 l ctenophore<sup>-1</sup> であり (Kremer *et al.* 1986b)、カブトクラゲ幼生の濾水速度は *B. vitrea* の 1/2 以下である。これらの傾向は変態個体の濾水速度についても同様である (Kasuya *et al.* 1994)。低い餌密度における高い摂餌能力は、貧栄養な海域に適応するために獲得した特性であると考えられ、餌密度に応じて濾水速度を変える能力を有する捕食者は、餌の密度の変動が激しい沿岸海域での生息に適している。カブトクラゲは餌のカイアシ類との接触に対して、*B. vitrea* よりも耐久性が高いことから (第 2 章, Kasuya *et al.* 1994)、*B. vitrea* よりもより富栄養な海域に生息できると考えられる。カブトクラゲの摂餌特性は東京湾内湾のような富栄養な海域から、黒潮の影響を受けた比較的貧栄養な海域まで出現するカブトクラゲの生息範囲の広さと符合する。

#### カイアシ類に対する捕食圧

幼生の単位湿重量当たりの濾水速度は餌密度 3–5 *Acartia* l<sup>-1</sup> において約 450 ml g WW<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> である。同じ餌密度における変態個体の濾水速度は約 100 ml g WW<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> であり (Kasuya *et al.* 1994)、幼生は変態個体と比較して 4 倍の摂餌能力を持つことが明らかとなった。Deason (1982) はナラガンセット湾における *M. leidyi* は、大量発生時のバイオマスの 25–50 %を全長 10 mm 未満の幼生が占め、動物プランクトンに対する捕食の 56–91 %がこの個体群によるものであると報告している。東京湾における幼生の個体群密度に関する知見は皆無であるが、幼生のバイオマスが変態個体の 1/4 であったとしても、幼生の個体群による総濾



水量は変態個体の個体群の濾水量に匹敵することになる。Kasuya *et al.* (1994) は東京湾における変態個体についてカイアシ類に対する捕食圧を計算した。変態個体は大量発生時には、1 日当たりカイアシ類の現存量の 6–13 %を摂餌すると推定された。幼生のカイアシ類に対する捕食圧は変態個体と同様に高いと考えられる。

## 2-2 カブトクラゲの摂餌行動

### カブトクラゲの摂餌周期

カブトクラゲの濾水速度と経過時間との関係を図 4-5 に示す。濾水速度は 3 時間ごとに変動する傾向が見られた。高い濾水速度は餌を添加した後に現れることから、濾水速度の変動の周期は捕食による餌密度の低下によって生じていることが示唆される。

カブトクラゲの濾水速度を明期と暗期でそれぞれ平均した結果、全長 23, 34 mm の濾水速度は  $73.9 (\pm 23.5 \text{ SD})$  および  $57.0 (\pm 23.5 \text{ SD}) \text{ ml ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 、全長 31, 43 mm については  $67.1 (\pm 17.0 \text{ SD})$  および  $62.1 (\pm 17.0 \text{ SD}) \text{ ml ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}$  であった。明期と暗期における濾水速度の間には両グループともに有意な差は見られなかった (*t*-検定,  $P > 0.05$ )。カブトクラゲは昼夜に関係なく常に摂餌を行っていることが明らかとなった。

### 摂餌行動

餌を添加する前には、4 個体中 2 個体のカブトクラゲについては行動が不活発であり、1 個体は 30 分近く底に静止し、他の個体については底に静止したままであった。他の 2 個体については餌の有無に関わらず、袖状突起を広げた状態での漂流 (ホバーリング) (図 4-6) と、主に袖状突起を閉じた状態で上下の鉛直

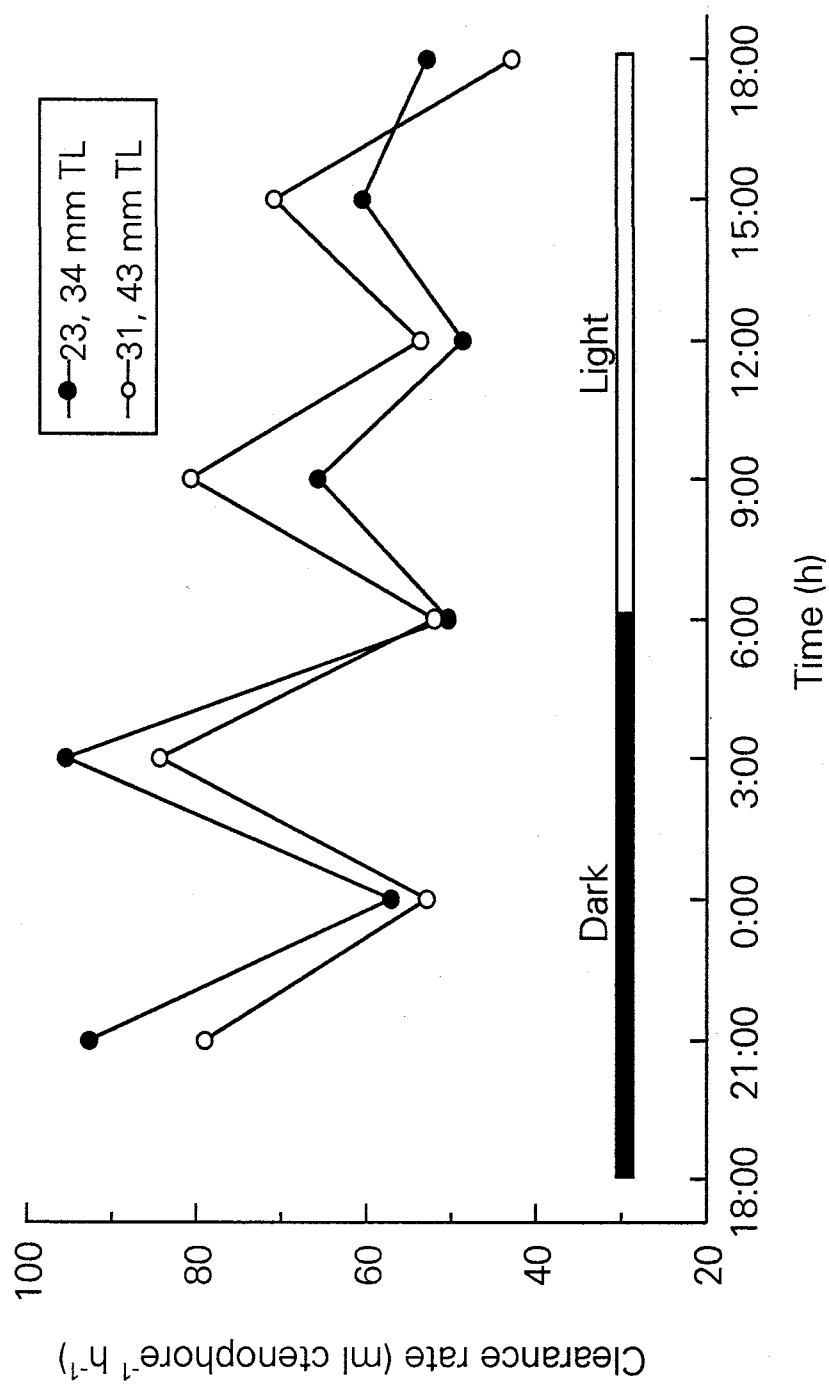


図 4-5 カブトクラゲの濾水速度と明暗周期との関係。



図 4-6 カブトクワダゲのホバーリング。袖状突起を広げているのが確認できる。

移動の 2 通りによる行動様式が観察された。Larson (1988) はホバーリング時の *M. mccradyi* の多くは口を下に向けた状態であると報告している。カブトクラゲのホバーリングについても同様の傾向が見られたが、体軸が水平に近い状態で漂流している様子も多く観察された。本研究ではこの姿勢に関してもホバーリングとして考えた。

餌を添加した後、全てのカブトクラゲが摂餌行動を示し、餌を添加する前と比較して行動が明らかに活発化した。カブトクラゲは餌からの刺激（化学物質や餌が起こす水流など）を感知して存在を認識していることが示唆される。

餌を感知したカブトクラゲは袖状突起に囲まれた空間内に餌が入り込むように袖状突起を広げた状態でホバーリングまたは口を前にして鉛直へ移動した。袖状突起を広げた状態は摂餌行動を示すと考えられる。カブトクラゲのホバーリングは袖状突起を閉じた状態での鉛直移動の後に観察されたことから、上下の鉛直の動きは索餌行動を示すことが示唆される。

カブトクラゲの摂餌行動ではホバーリングが 80 %を占め、鉛直移動は 20 %であった。*Mnemiopsis mccradyi* では摂餌行動の 8 %はホバーリングで、92 %が鉛直移動である (Larson 1988)。カブトクラゲ類の *Leucothea* sp. に関してはホバーリングが 20 %、鉛直移動が 20 %であり、水平方向の遊泳が 60 %を占めた (Hamner *et al.* 1987)。Larson (1988) は *M. mccradyi* のホバーリングは索餌によるエネルギーの損失を防ぐために行っていると示唆している。実験に用いたカブトクラゲは餌を与えない状態で 1 日飼育していることから、エネルギーの損失を防ぐために Larson (1988) や Hamner *et al.* (1987) の結果よりもホバーリングの占める割合が高くなった可能性がある。

カブトクラゲの鉛直移動のスピードは、餌を添加する前後において、それぞれ  $0.71 (\pm 0.25 \text{ SD}) \text{ cm s}^{-1}$ 、 $0.74 (\pm 0.26 \text{ SD}) \text{ cm s}^{-1}$  であり、有意な差は見られなかった (*t*-検定,  $P > 0.05$ )。 *Mnemiopsis mccradyi* の鉛直移動のスピードは  $0.2 - 1.2 \text{ cm}$

$s^{-1}$ であるのに対して (Larson 1988)、*Leucothea* sp.の移動スピードは水平方向で  $1.3\text{ cm s}^{-1}$ 、鉛直方向では  $5.2\text{ cm s}^{-1}$  に達する (Hamner *et al.* 1987)。カブトクラゲの鉛直移動のスピードは *Leucothea* sp.よりはるかに低く、*M. mccradyi* に近い値である。*Leucothea* sp.は高いスピードによって広い層を移動できるだけでなく、水平方向の遊泳によって大きな空間を索餌できると考えられる。*Leucothea* sp.は外洋性のクシクラゲであり (Mayer 1912, Harbison *et al.* 1978)、餌の少ない環境下に対応するためにカブトクラゲや *M. mccradyi* と比較して高い索餌能力を有すると考えられる。

本研究では、カブトクラゲはホバーリングおよび鉛直移動の両方の過程で摂餌を行っていることが確認された。これに対し、*M. mccradyi* の摂餌は主に鉛直移動時に行われる (Larson 1988)。カブトクラゲの濾水速度は餌密度  $20\text{ Acartia l}^{-1}$  までは *M. mccradyi* よりも高く (Kasuya *et al.* 1994)、これは摂餌の様式の違いによるものと思われる。

*Leucothea* sp.については主に水平方向に遊泳している時に摂餌する (Hamner *et al.* 1987, Matumoto and Hamner 1988)。*Leucothea* sp.の摂餌行動は天然海域において実際に潜水観察することによって得られたものである。しかし、本研究や *M. mccradyi* に関する摂餌行動は実験室における水槽内で観察された結果である。天然海域における *Leucothea* sp.はカイアシ類の密度が最も高い層を水平に泳ぐことによってより多くの餌を確保することができるが (Hamner *et al.* 1987)、水槽内のカブトクラゲや *M. mccradyi* にとって、そのような動きは必要がない。実験環境の違いが摂餌行動に現れた可能性が考えられる。

#### カイアシ類のパッチに対する行動

実験の間、活発な索餌および摂餌行動をとった 2 個体のカブトクラゲのについて、餌を添加する前後の撮影開始から 25 分間の軌跡を図 4-7 に示す。餌を

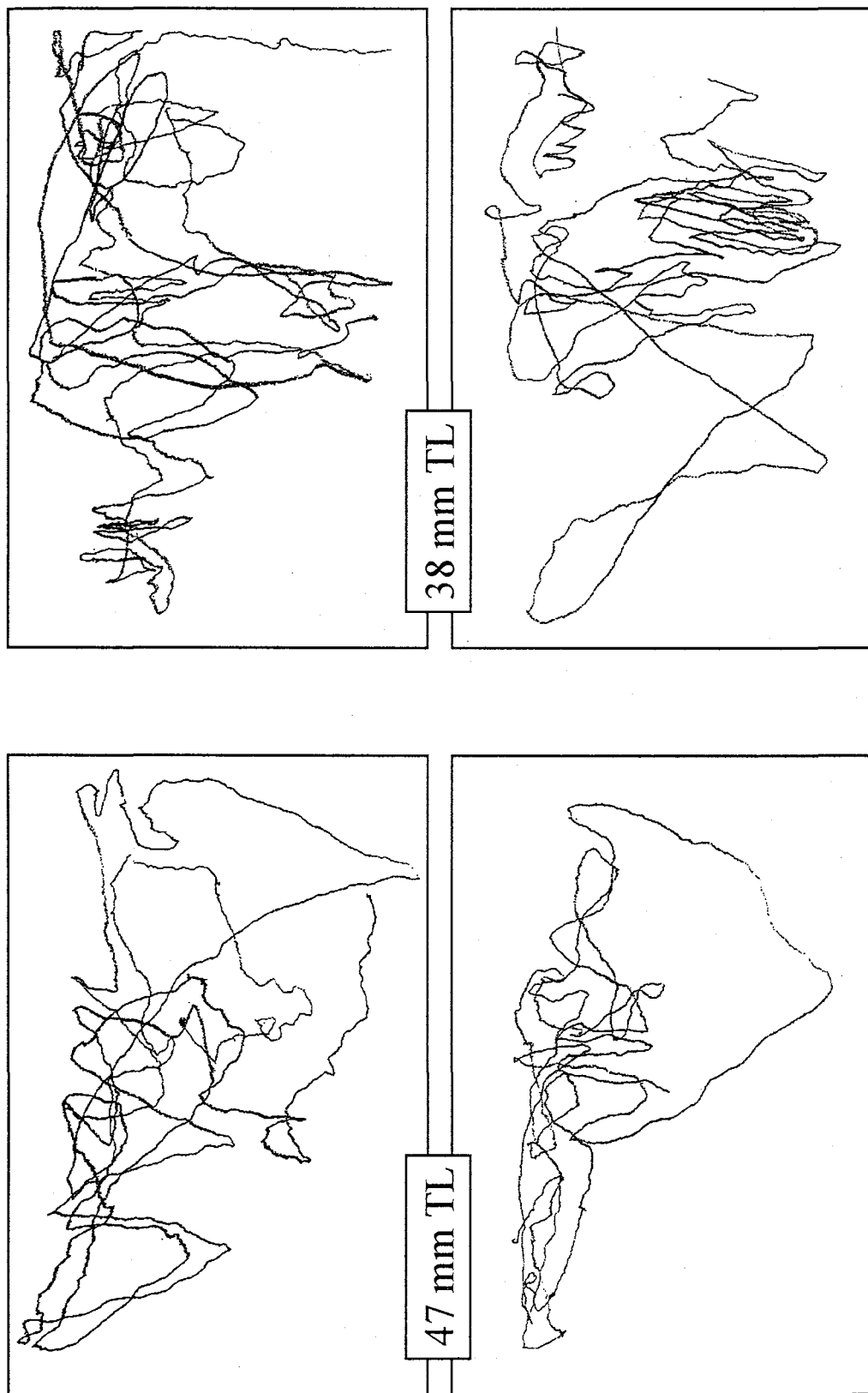


図 4-7 カブトクラゲの索餌および摂餌行動の軌跡。軌跡はカブトクラゲの口の部分で記録した。上図は餌添加前、下図は添加後の条件下で撮影開始から 25 分間の行動をそれぞれ表す。

添加する前では、両個体とも距離の長い鉛直移動が見られた。しかし、餌を添加した後では長い距離の鉛直移動は減り、袖状突起を大きく開けた状態で、狭い範囲に長くとどまる傾向が見られるようになった。カブトクラゲが長く留まっていた位置（例：図 4-7、全長 47 mm の下図における軌跡）は餌が多く集まっていた場所とほぼ一致する。Hamner *et al.* (1987) は、天然海域における *Leucothea* sp. は餌のカイアシ類の最も多く分布する層に多数集まっていたことを報告している。カブトクラゲに関しても餌の多い所に滞留することが明らかとなった。

クシクラゲが必要量の餌を捕食するには、カイアシ類などのパッチの存在が重要である (Reeve *et al.* 1978, Reeve 1980, Sullivan and Reeve 1982, Hamner *et al.* 1987, Miller and Daan 1989, Swanberg and Båmstedt 1991)。日本の沿岸域で観察されたカイアシ類のパッチの大きさは *A. erythraea* や *Acartia clausi* などでは 5 cm–1 m、*Oithona oculata* では 10 cm–3 m (Ueda *et al.* 1983) である。もしカブトクラゲが索餌や摂餌を鉛直の移動だけに依存するならば、このようなパッチに遭遇しても、十分な餌を摂餌する前に通過してしまう。また、夜間あるいは昼間のみに摂餌を行うとすれば、餌を得る機会は 1/2 となる。カブトクラゲは昼夜に関わらず、ホバーリングや鉛直移動をすることによって遭遇したパッチ付近に留まり、効率的に捕食していると考えられる。

## 第 5 章 カブトクラゲの代謝特性

はじめに

過去に行われたクシクラゲ類の代謝に関する研究から、クシクラゲ類は代謝を賄うための餌として多量の動物プランクトンを必要とすることが明らかにされ、クシクラゲ類によって排出されたアンモニア態窒素やリン酸態リンは植物プランクトンの栄養源として重要であることが示唆された (Kremer 1975, Deason and Smayda 1982a)。しかし、対象となったクシクラゲ類は比較的体が堅固であり、取り扱いやすい *Mnemiopsis leidyi* や *Mnemiopsis mccradyi* が主であり、体が脆弱な *Bolinopsis* 属のクシクラゲの代謝に関する研究は未だ少ない。

本章では、カブトクラゲの呼吸および排出速度をいろいろな水温条件下で測定し、カブトクラゲの代謝特性および餌要求量を求めた。さらに、これらのデータを用いて、カブトクラゲの個体群が排出するアンモニアおよびリン酸の量を推定し、植物プランクトンの増殖に対する影響について考察した。カブトクラゲの呼吸速度と比較を行うために、チョウクラゲの呼吸速度についても測定を行った。

### 1 カブトクラゲの代謝特性

#### 材料と方法

実験は 1992 年 6–12 月および 1993 年 10–11 月にかけて、東京水産大学坂田実験実習場において行った (第 2 章、図 2-1)。カブトクラゲおよびチョウクラゲの採集方法は第 2 章と同様である。採集後直ちにクシクラゲを実験室に持ち帰り、砂濾過海水の流水中に固定したメッシュのバケットの中に入れた。4 時間後、咽頭内の未消化物を完全に排出したクシクラゲを代謝速度の測定に用いた。



## 代謝速度の測定

代謝実験では、カブトクラゲに関しては呼吸速度とアンモニアおよびリン酸排出速度について、チョウクラゲでは呼吸速度について測定を行った。カブトクラゲの代謝速度の測定には、すべて変態個体を用いた。呼吸速度の測定には全長 15–83 mm の 52 個体、アンモニアおよびリン酸排出速度では全長 18–67 mm の 20 個体を用いた。チョウクラゲの呼吸速度の測定には全長 11–65 mm の 20 個体を用いた。代謝実験は容積 450 および 950 ml のマヨネーズビンを用いて行った。すべてのビンは実験を行う前に希塩酸 (0.1 N) に 1 日以上浸漬し、脱イオン水で洗浄して用いた。実験場に供給される砂濾過海水を、さらに Whatman GF/C フィルターで濾過して実験用海水とした。実験用海水の入ったタンクから、サイフォンによって全てのビンに同一の海水を満たした。1–2 本のコントロールビンを除いた全ての実験ビンに、カブトクラゲを 1–2 個体ずつ静かに入れた。1 l ほどの海水をオーバーフローさせた後、シリコンゴムをパッキングとして用いて、蓋をすることによってビンを密封した。温度を一定に保った暗所に実験およびコントロールビンを 12–30 時間静置した。実験ビンに収容するカブトクラゲの個体数および実験時間はカブトクラゲの体サイズに応じて決定した。また、カブトクラゲの代謝速度の測定に際する実験時間の影響を調べるために、全長 33–39 mm の個体を対象として、水温 27°C において実験時間を 39 時間まで延長して測定を行った。

呼吸および排出速度の測定は同時または別々に行った。実験終了後、ビン中の海水をサイフォンによって DO ビンに静かに注入し、溶存酸素の測定に用いた。10 ml の海水をピペットによって試験管に移し、アンモニアおよびリン酸測定用の試水とした。各測定とも同一の試水を 3 本ずつ採って行った。溶存酸素の濃度はウィンクラー法 (Strickland and Parsons 1972) によって、アンモニアおよびリン酸の濃度はサルチル酸 – Dichloroisocyanurate 法 (Krom 1980) および

Murphy and Rilley (1962) の方法によってそれぞれ行った。呼吸および排出速度は実験ビンとコントロールビンの濃度差から算出した。実験水温は実験を行った時期の天然海域の水温に合わせて、呼吸実験では 16, 22, 27°C、排出実験では 16, 22, 24°Cとした。

カブトクラゲの乾燥重量 (DW, mg) は  $DW=0.062TL^{2.34}$ 、チョウクラゲの乾燥重量については  $DW=0.051TL^{2.38}$  を用いてそれぞれ全長 (TL, mm) から推定した (第 2 章)。

## 結果

### 実験時間の代謝速度に及ぼす影響

実験時間 12 時間におけるカブトクラゲの単位乾燥重量当たりの呼吸速度の平均値は  $65.1 \mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\pm 18.1 \text{ SD}$ ,  $N=3$ )、実験時間 39 時間においては  $69.8 \mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\pm 15.9 \text{ SD}$ ,  $N=5$ ) となった。両呼吸速度の間に有為な差は見られなかった ( $t$ -検定,  $P>0.05$ )。

### 代謝速度

水温 22°Cにおけるカブトクラゲの代謝速度と乾燥重量との関係を図 5-1 に示す。カブトクラゲの代謝速度は呼吸および排出速度とも乾燥重量に対して直線的に増加した。各水温における代謝速度と乾燥重量 (単位は g) との関係を指数式;

$$R \text{ または } (E_N, E_P) = a DW^b$$

に当てはめ、両対数変換から最小 2 乗法によって各定数を算出した (表 5-1)。

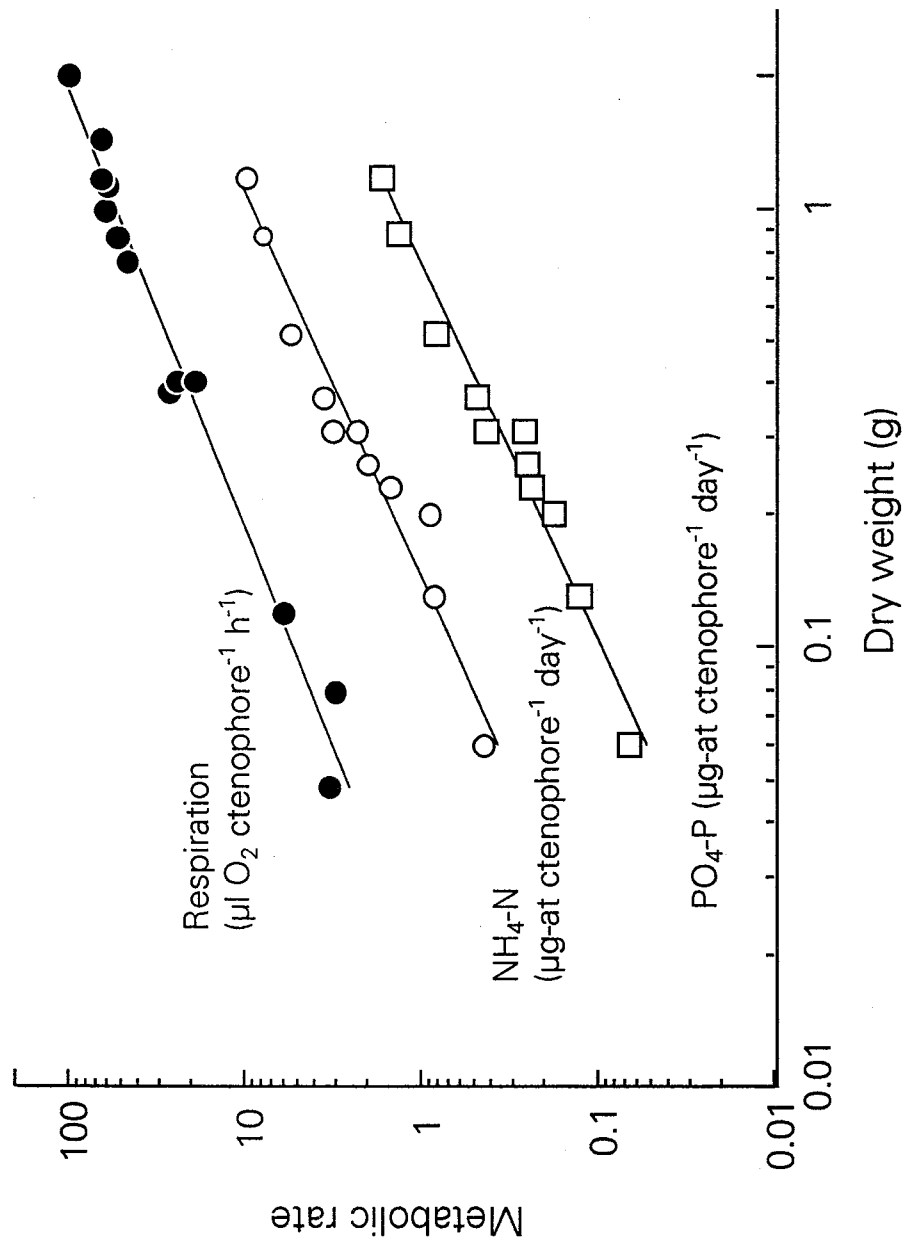


図 5-1 水温 22 °C におけるカブトクラゲの代謝速度と乾燥重量との関係。両軸は対数。

表 5-1 各水温条件下におけるカブトクダゲおよびチョウクダゲの代謝速度。クシクダゲの乾燥重量と代謝速度との関係  
を回帰式  $R, E=aDW^b$  に当てはめ、両対数変換することによって各係数を求めた。括弧内はノンリニア一回帰によって求  
められた係数を表す。 $r^2$  および  $r$  は決定係数および相関係数をそれぞれ表す。N はサンプル数。

Species	Respiration			Excretion					NH <sub>4</sub> -N			PO <sub>4</sub> -P		
	Temp. (°C)	N	DW range (g)	a	b	r <sup>2</sup> (r)	N	DW range (g)	a	b	r <sup>2</sup> (r)	a	b	r <sup>2</sup> (r)
<i>Bolinopsis mikado</i>														
16	8	0.035-0.614	22.1 (19.4)	0.76 (0.64)	0.84 (0.92)		4	0.069-0.898	5.4 (5.8)	1.15 (1.37)	0.99 (0.99)	0.69 (0.72)	1.12 (1.15)	0.98 (0.99)
22	14	0.047-1.919	53.3 (53.1)	1.00 (0.87)	0.98 (0.99)		11	0.054-1.163	8.9 (8.3)	1.14 (0.99)	0.95 (0.98)	1.4 (1.4)	1.16 (1.13)	0.97 (0.99)
24	—	—	—	—	—		5	0.139-0.533	14.4 (11.8)	1.08 (0.91)	0.95 (0.98)	1.9 (1.8)	1.02 (0.99)	0.97 (0.98)
27	30	0.061-1.083	84.3 (77.8)	1.08 (0.90)	0.92 (0.92)		—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ocyropsis fusca</i>														
16	15	0.015-1.053	118.3 (100.0)	1.12 (0.95)	0.90 (0.94)		—	—	—	—	—	—	—	—

ここで  $R$  は呼吸速度 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ ctenophore}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )、 $E_N$ 、 $E_P$  はアンモニア ( $\mu\text{g-at N ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ) およびリン酸排出速度 ( $\mu\text{g-at P ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}$ )、 $a$  および  $b$  は定数をそれぞれ表す。両対数変換による回帰では対数変換時の誤差の影響が出ることが明らかにされている (Glass 1969)。そこで、ノンリニアによる回帰も併せて行った。

両対数変換することによって得られた定数  $b$  は、呼吸速度については水温  $16^\circ\text{C}$  において 0.76、水温 22,  $27^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 1.00, 1.08 となった。アンモニアおよびリン酸排出速度については水温  $16^\circ\text{C}$  では 1.15 および 1.12、水温 22,  $24^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 1.14, 1.08 および 1.16, 1.02 であった。ノンリニア回帰によって得られた定数  $b$  については、呼吸速度では水温  $16^\circ\text{C}$  において 0.64、水温 22,  $27^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 0.87, 0.90 となった。アンモニアおよびリン酸排出速度では水温  $16^\circ\text{C}$  において 1.37 および 1.15、水温 22,  $24^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 0.99, 0.91 および 1.13, 0.99 であった。

チョウクラゲの呼吸速度と乾燥重量との関係を図 5-2 に示す。チョウクラゲの呼吸速度と乾燥重量との関係について、カブトクラゲと同様の解析を行った結果、定数  $b$  は両対数変換では 1.12、ノンリニア回帰では 0.95 となった (表 5-1)。

カブトクラゲの代謝に及ぼす水温の影響を、単位乾燥重量当たりの代謝速度から求めた (図 5-3)。単位乾燥重量当たりの代謝速度は水温の上昇にともない高くなった。呼吸速度は  $16^\circ\text{C}$  において  $36.9 \mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 、水温 22 および  $27^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 53.7 および  $80.3 \mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$  となった。単位乾燥重量当たりのアンモニアおよびリン酸排出速度は、水温  $16^\circ\text{C}$  では  $4.5 \mu\text{g-at N gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$  および  $0.6 \mu\text{g-at P gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、水温 22,  $24^\circ\text{C}$  ではそれぞれ 7.7,  $13.1 \mu\text{g-at N gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$  および 1.2,  $1.8 \mu\text{g-at P gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$  となった。単位乾燥重量当たりの呼吸 ( $R$ ,  $\mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) と排出速度 ( $E_N$ ,  $\mu\text{g-at N gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、 $E_P$ ,  $\mu\text{g-at P gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ) を指数式;

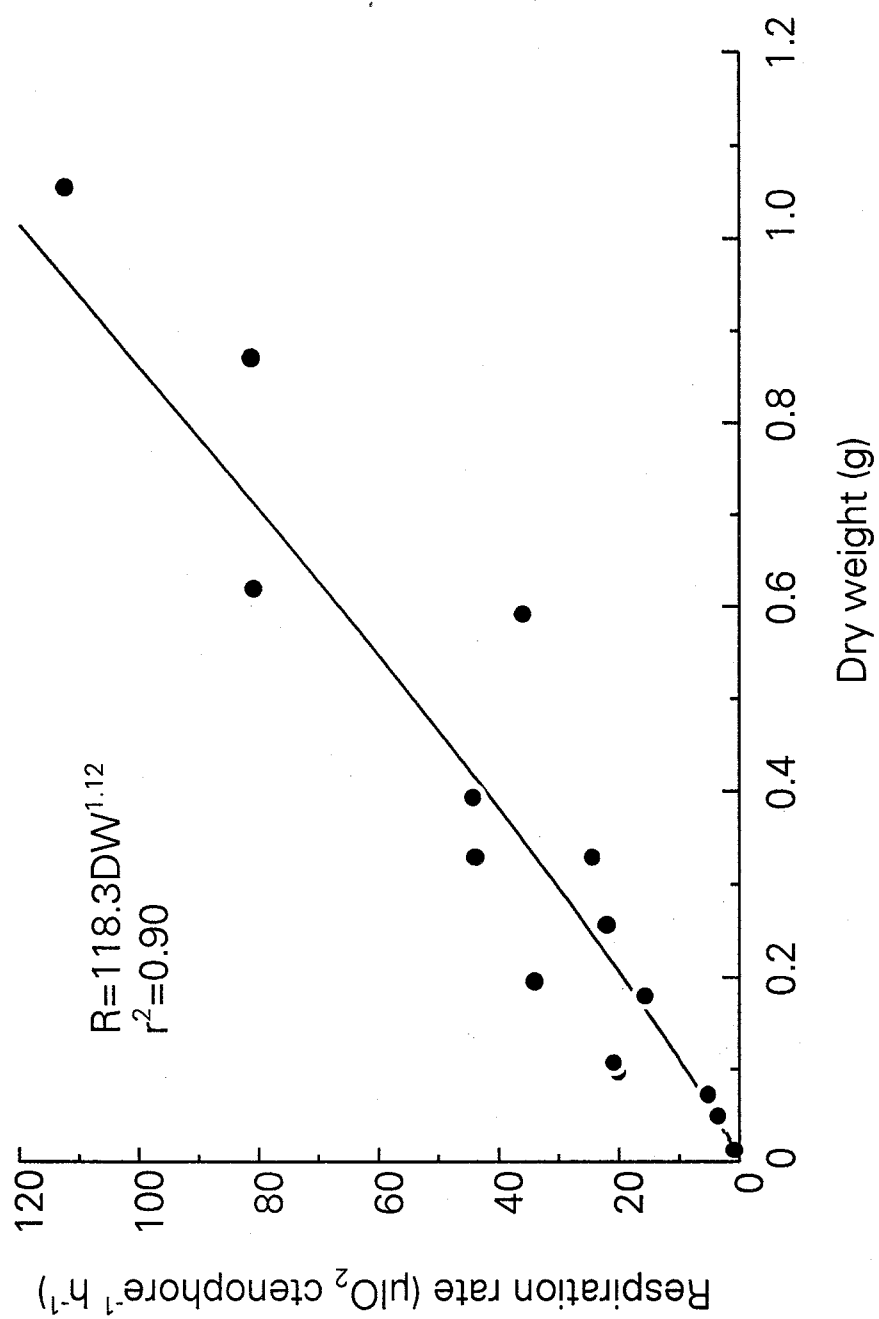


図 5-2 チョウクラゲの代謝速度と乾燥重量との関係。実線は両対数変換によって求めた回帰曲線を表す。水温は 16 °C。

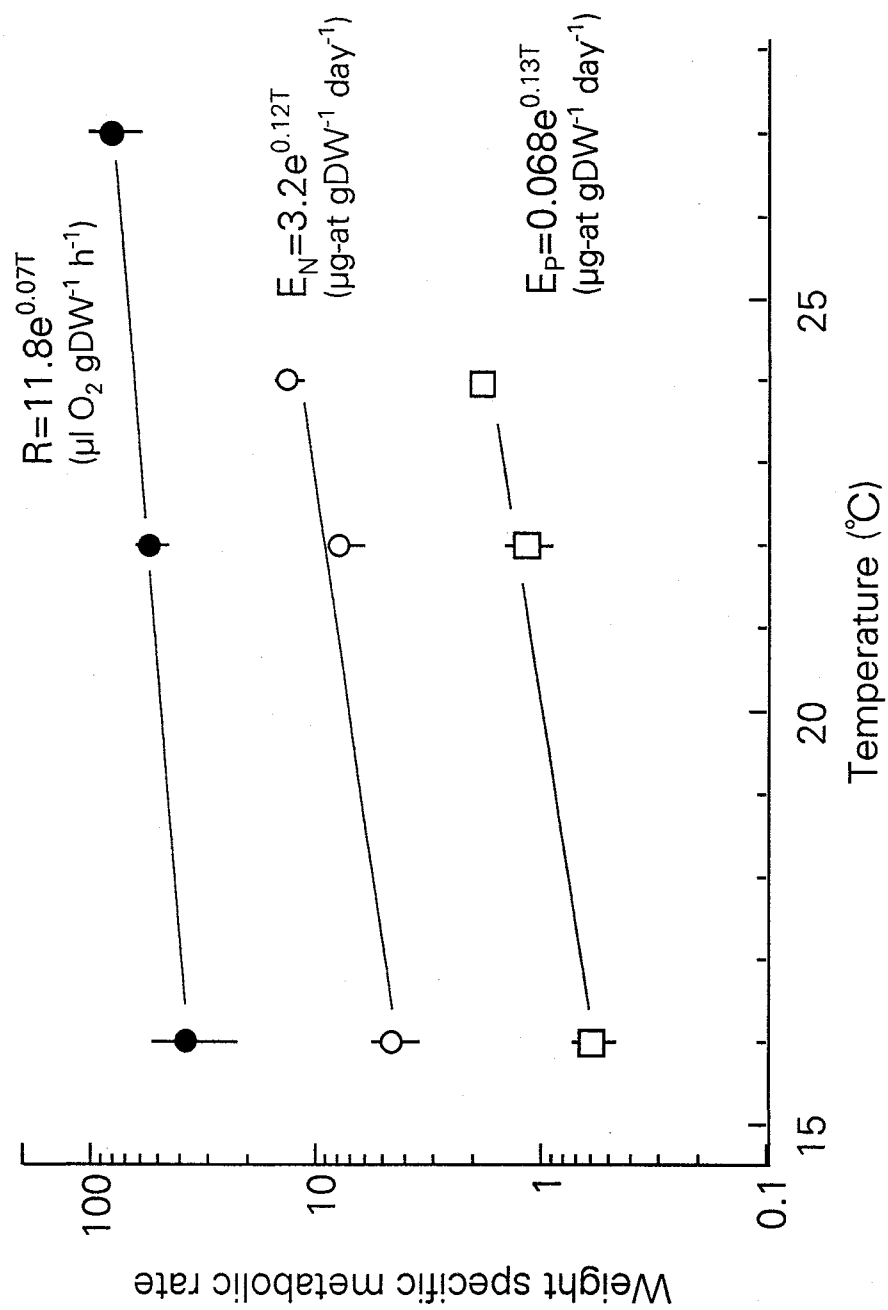


図 5-3 カブトクラゲの単位乾燥重量当たりの代謝速度と水温との関係。縦軸は対数で表示している。縦線は標準偏差を表す。

$$R \text{ または } (E_N, E_P) = a e^{kT}$$

に当てはめた。ここで  $k$  は定数、 $T$  は水温をそれぞれ表す。両対数変換から求めた定数  $k$  は、呼吸速度では 0.07、アンモニアおよびリン酸排出速度ではそれぞれ 0.12 および 0.13 となった。これらの値は  $Q_{10}$  値に換算してそれぞれ 2.0, 3.3 および 3.7 に相当する。

カブトラゲおよびチョウクラゲの呼吸商 (RQ) をクシクラゲ類に一般に用いられる  $RQ=0.8$  (Kremer 1977) と仮定して、両クシクラゲの単位乾燥重量当たりの呼吸速度を 1 日当たりの炭素消費量に換算した。カブトラゲが呼吸に使う炭素量は水温 16°C において 1 日当たり約 380  $\mu\text{gC}$ 、水温 22, 27°C ではそれぞれ 552 および 825  $\mu\text{gC}$  であった。チョウクラゲが呼吸に使う炭素量は水温 16°C において 1 日当たり約 1100  $\mu\text{gC}$  であった。

カブトラゲの体炭素含有率 = 1.1 % DW (第 2 章) から呼吸による 1 日当たりの体炭素消費率を計算した結果、水温 16°C で 3.4 %、水温 22, 27°C ではそれぞれ 4.9, 7.3 % となった。カブトラゲの排出による窒素の消費率を同様に計算すると、水温 16°C で 1.9 %、水温 22, 24°C ではそれぞれ 3.2, 5.5 % となった。

チョウクラゲの体炭素含有率を Kremer *et al.* (1986a) によって報告された *Ocyropsis* spp. の含有率 (1.18 % DW) に等しいと仮定して、チョウクラゲの炭素消費率を計算した。チョウクラゲの炭素消費率は 1 日当たり 9.4 % となった。

カブトラゲが呼吸に用いた酸素と代謝によって排出した窒素の元素比 (これ以後、単に O/N 比と呼ぶ) を各水温について計算した (図 5-4)。O/N 比は 8.6 - 26.3 の範囲となり、平均で 14.3 ( $\pm 4.3$  SD,  $N=20$ ) となった。



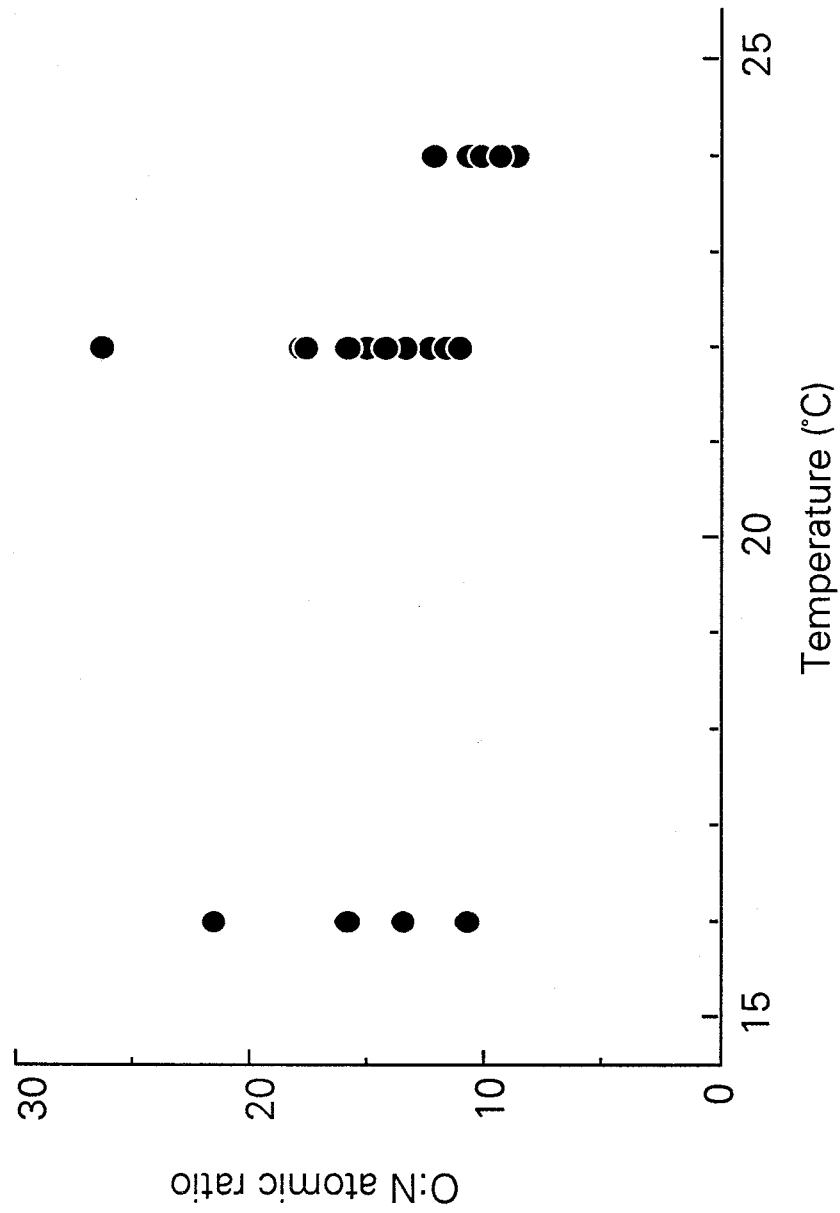


図 5-4 カブトクラゲの呼吸速度とアンモニア排出速度の元素比 (O/N 比) と水温との関係。

## 考察

### 実験時間の代謝速度に及ぼす影響

動物プランクトンは採集時のショックや新しい環境に対するストレスによって、採集直後の代謝速度が高くなることが知られている (Omori and Ikeda 1984)。カブトクラゲの呼吸速度は実験時間の長さに影響されず一定であった。カブトクラゲの体サイズに応じて、実験時間を変更して測定された代謝速度を直接比較することに問題はないと考えられる。

### 代謝速度

カブトクラゲの代謝速度と体サイズとの関係について、定数  $b$  は両対数変換およびノンリニア一回帰ともにほぼ 1.00 となった。水温 16℃においては、呼吸速度に対する定数  $b$  が低かったこと、また、アンモニア排出速度のノンリニア一回帰による定数  $b$  の値が高かったことについては、回帰分析を行ったサンプル数が他のグループでは 11–30 個体 (水温 24℃では 5 個体) であるのに対して 4 および 8 個体と少ない上に、最小個体と最大個体の乾燥重量の差が他のグループでは 18–40 倍 (水温 24℃では 4 倍) であるのに対して、13 および 18 倍と小さいことによって差が生じたためであると考えられる。従って、カブトクラゲの代謝速度と乾燥重量との関係について、上記の水温 16℃における値を除外する。カブトクラゲの代謝速度は乾燥重量に比例し、単位乾燥重量当たりの代謝速度は体サイズに関わらず一定であることが示唆される。

クシクラゲの体サイズと代謝速度との関係は、チョウクラゲや *M. leidyi* および *M. mccradyi* (Kremer 1977, 1982)、そして *Pleurobrachia bachei* (Hirota 1972) については、カブトクラゲと同様に体サイズに関わらず単位乾燥重量当たりの代謝速度は一定であるのに対し、*Bolinopsis vitrea* や *Bolinopsis infundibulum* に関しては、定数  $b$  はそれぞれ 0.64 (Kremer *et al.* 1986a) および 0.67 (Bailey *et al.*

1994) であり、代謝速度が体サイズに影響される。クシクラゲの体サイズと代謝速度との関係は同属種でも大きな違いがあるといえる。

カブトクラゲの代謝速度の  $Q_{10}$  値は呼吸よりも排出速度で高く、カブトクラゲの代謝に対する水温の影響は排出速度でより大きいことが解った。これは Ikeda (1974) によって報告された動物プランクトンの一般的な代謝特性と一致する。

水温 24–25°C におけるカブトクラゲの単位乾燥重量当たりの代謝速度は *M. leidyi* や *M. mccradyi*、チョウクラゲや *Ocyropsis* spp. の 1/3 から 1/2 であり、*B. vitrea* および *Eurhamphaea vexilligera* とほぼ同じとなった (表 5-2)。カブトクラゲの代謝による体炭素および窒素の消費率は *M. leidyi*、チョウクラゲおよび *Ocyropsis* spp. よりも低く、*B. vitrea* および *E. vexilligera* に近い値となった。*Bolinopsis vitrea*, チョウクラゲ, *Ocyropsis* spp., *E. vexilligera* は比較的水のきれいな海域から外洋にかけて生息し、*M. leidyi* および *M. mccradyi* は内湾から沿岸にかけて分布する (Mayer 1912, Harbison *et al.* 1978, Kremer *et al.* 1986a, b)。カブトクラゲの代謝速度や炭素および窒素の消費率はチョウクラゲや *Ocyropsis* spp. 以外の外洋性種の値に近い。*Ocyropsis* 属のクシクラゲは袖状突起の筋肉が非常に発達し、活発に遊泳することから (Mayer 1912, Harbison *et al.* 1978)、運動にエネルギーを使うことによって高い代謝速度および元素消費率を示すものと考えられる。

餌が少ない環境下では、カブトクラゲは体構成成分を代謝に利用する (第 6 章)。低い元素消費率は餌が少ない環境下において、代謝による体元素の減少を抑える役割を持つことが示唆される。これは餌環境の変動が激しい沿岸海域における生息に有利であると考えられる。

#### カブトクラゲの O/N 比

カブトクラゲの O/N 比について水温間で大きな差は見られなかった。一般的

表 5-2 カブトクラゲの代謝速度および体元素消費率の他のクシクラゲとの比較。カブトクラゲの水温 24 °C における呼吸速度は図 5-2 における回帰式より推定した。

Species	DW specific metabolic rate		Daily metabolic loss		Temperature (°C)	Source
	R ( $\mu\text{l O}_2$ $\text{gDW}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	E ( $\mu\text{g-at N}$ $\text{gDW}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	Carbon (% DW)	Nitrogen (% DW)		
<i>Bolinopsis mikado</i>	53.8	0.32	4.9	3.2	22	This study
	63.3	0.56	5.8	5.5	24	"
<i>B. vitrea</i>	47.6	0.17	8.2	4.4	25	Kremer <i>et al.</i> (1986a)
<i>Eurhamphaea vexilligera</i>	63.0	0.46	7.7	6.4	25	"
<i>Ocyropsis fusca</i>	107.5	—	9.4	—	16	This study
<i>O. spp.</i>	126.0	0.71	11.8	8.0	25	Kremer <i>et al.</i> (1986a)
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	228.2	1.48	18.8	18.4	25	Kremer (1977)
<i>M. mccradyi</i>	97.4	0.70	5.3	4.7	22	Kremer (1982)

に、O/N 比が 8–24 の間である場合は代謝基質は主にタンパク質である (Omori and Ikeda 1984)。従って、カブトクラゲの代謝基質は主にタンパク質であることが示唆される。

カブトクラゲの O/N 比は Kremer *et al.* (1986a) によって報告されている表層性のクシクラゲ類の O/N 比 8.6–16.3 とほぼ等しい。また、深層性のクシクラゲ *Bathocyroe fosteri* についても O/N 比は 18 であり、代謝基質はカブトクラゲと同様にタンパク質であると考えられる (Youngbluth *et al.* 1988)。動物プランクトンの O/N 比は脂質含有量と大きな関係があり、生息場所によって大きく変化する (Omori and Ikeda 1984)。クシクラゲ類の体の固形質部分は主にタンパク質で構成されており (第 2 章)、脂質含有量は乾燥重量の僅か 0.2–0.4 % である (Youngbluth *et al.* 1988, Bailey *et al.* 1994)。生息場所に関わらずほぼ一定であるクシクラゲ類の O/N 比は、脂質含有量の少ないクシクラゲ類の一般的な性質であることが示唆される。

### 餌要求量

本章の結果とカブトクラゲの捕食速度 (Kasuya *et al.* 1994) を組み合わせることによって、カブトクラゲが呼吸エネルギーを賄うために必要な餌量を推定した。餌としてアカルシア 1 個体当たりの炭素量を 2.5  $\mu\text{gC}$  (Kremer *et al.* 1986b) と仮定すると、カブトクラゲが呼吸に使う 1 日当たりの炭素量は水温 16°C では約 150 個体、水温 22, 27°C では 220 個体および 330 個体のアカルシアに相当する。カブトクラゲが体に取り込むエネルギー量を計算するに当たって、カブトクラゲの低い餌密度での消化効率は、第 4 章における餌密度 100 *Acartia*  $\text{l}^{-1}$  での消化効率よりも高くなることが予想される。そこで、カブトクラゲの消化効率が *M. mccradyi* の消化効率 75 % (Reeve *et al.* 1978) に等しいと仮定し、カブトクラゲがこれらの数のアカルシアを捕食するために必要とする餌密度を推定した。カブトクラゲの捕

食速度 (PR, *Acartia ctenophore*<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) は Kasuya *et al.* (1994) によって報告された湿重量 (WW, g)、餌密度 (F, *Acartia* l<sup>-1</sup>) および水温 (T, °C) との関係式;

$$PR = (1.8 \ln(F) - 2.2) WW^{0.67} e^{0.058(T-16)}$$

から算出した。

水温 22°C におけるカブトクラゲが摂餌によって得るエネルギーと、呼吸によって失うエネルギー量を (図 5-5) に示す。カブトクラゲにおいてはアカルシアが 1 l 当たり 6 個体以上存在すれば、捕食によって得られるエネルギーが呼吸によって失われるエネルギーを越える。これは他の水温設定でも同様である。東京湾ではアカルシアおよび同サイズのコペポダが周年 10 copepods l<sup>-1</sup> 以上出現することから (穴久保・村野 1991)、東京湾のカブトクラゲは生存に最低限必要なエネルギーをコペポダの捕食だけで十分に確保できることが示唆される。

アメリカのビスケーン湾北部の比較的富栄養な海域に多く出現する *M. mccradyi* は呼吸のための餌として 1 l 当たり 10 個体のアカルシアを必要とするのに対し、湾外の生産の低い海域に多く出現する *B. vitrea* は 1 l 当たり 0.5 個体のアカルシアが存在すれば十分である (Kremer *et al.* 1986b)。 *Eurhamphaea vexilligera* については 1 l 当たり 3 個体のアカルシアを必要とする (Kremer *et al.* 1986a)。カブトクラゲの餌要求量は内湾性と外洋性の中間的な値を示した。この中間的な特性は、摂餌特性 (第 4 章) と同様にカブトクラゲの分布域の広さによく符合する。

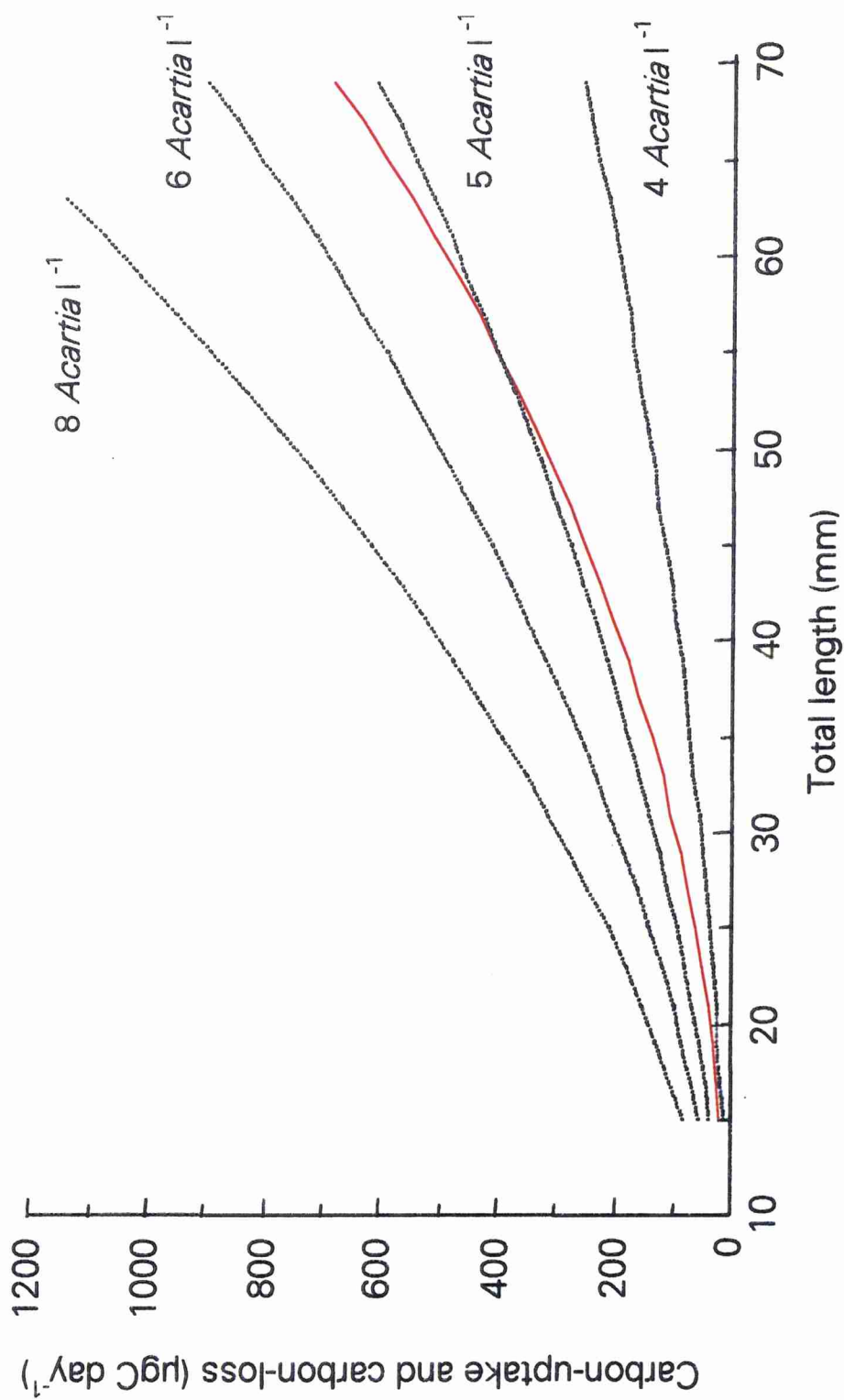


図 5-5 水温 22 °C における カブトクラゲの餌要求量。赤実線はカブトクラゲが各水温下で呼吸によって消費する炭素量、点線はカブトクラゲが各餌密度の条件下で摂餌によって得る炭素量をそれぞれ表す。

## 2 植物プランクトンに対する影響

カブトクラゲの乾燥重量と排出速度との関係式を用いて、1990 年 8 月に東京湾において大量に出現したカブトクラゲの個体群 ( $27 \text{ inds. m}^{-3}$ ) が排出したアンモニアおよびリン酸の排出量を計算し、栄養塩の現存量に対する寄与率を求めた。ここで、上記のカブトクラゲの個体群密度は変態個体のみを対象としているため、幼生の密度は図 3-5 の全長組成における幼生と変態個体の個体数の比率から推定した。その結果、全長 15 mm 未満の幼生の個体群密度は  $46 \text{ inds m}^{-3}$  と算出された。東京湾および湾外における栄養塩濃度については、魚 (1994) による研究報告から、1992 年 8 月におけるデータを引用した。

カブトクラゲの全長組成図 (第 3 章、図 3-5) から全長の各階級値における乾燥重量を計算し、この個体群が排出するアンモニアおよびリン酸の量を推定した (表 5-3)。変態個体の単位乾燥重量当たりの代謝速度は体サイズに関わらず一定であり (前節参照)、幼生にも当てはまるとすれば、カブトクラゲの個体群は 1 日当たりアンモニアを  $26 \mu\text{g-at N m}^{-3}$ 、リン酸を  $4.1 \mu\text{g-at P m}^{-3}$  排出していると考えられる。8 月の東京湾における栄養塩濃度は、アンモニアでは  $0.22\text{--}25.1 \mu\text{M}$ 、リン酸については  $0.44\text{--}2.53 \mu\text{M}$  である。大量発生したカブトクラゲの個体群によるアンモニアおよびリン酸の排出量は、現場の栄養塩の現存量に対して、内湾ではそれぞれ 0.1 および 0.2 %、外湾から湾外域ではそれぞれ 12 および 10 % の割合となる。

ナラガンセット湾では、*M. leidyi* の大量発生時 ( $16\text{--}70 \text{ inds. m}^{-3}$ ) には、植物プランクトン (主に珪藻類の *Skeletonema costatum*) が増殖することが Deason and Smayda (1982a) によって報告されている。両者の関係は *M. leidyi* の摂餌によって植食性動物プランクトンが減少し、植物プランクトンに対する摂餌圧が減ること、さらに、*M. leidyi* の排泄物による栄養塩の増加によって起こるとされる。ナラ



表 5-3 1990 年 8 月に東京湾において大量に出現したカブトクラゲの個体群が排出したアンモニアおよびリン酸の量。カブトクラゲの全長の頻度に関するデータは第 3 章における図 3-5 より引用した。

Total length (mm)	% of total number	g DW m <sup>-3</sup>	Excretion (μg-at m <sup>-3</sup> day <sup>-1</sup> )	
			NH <sub>4</sub> -N	PO <sub>4</sub> -P
5 ≤ TL < 15	63	0.62	4.9	0.76
15 ≤ TL < 25	31	1.54	11.9	1.84
25 ≤ TL < 35	1.6	0.22	1.6	0.27
35 ≤ TL < 45	4	1.03	7.8	1.24
sum total		3.40	26.2	4.10

ガンセット湾では、大量に発生した *M. leidyi* の個体群によるアンモニアの排出量は  $10-60 \mu\text{g-at N m}^{-3} \text{ day}^{-1}$  であり、栄養塩の現存量の 0.25-25 %を占める (Kremer 1975)。

東京湾に関しては、内湾は非常に富栄養な状態であるために、植物プランクトンの増殖はアンモニアやリン酸などの栄養塩による制限を受けないと考えられている (魚 1994)。東京湾内湾では *S. costatum* を中心とした植物プランクトンの赤潮は周年に渡り起こっていることから (山口・有賀 1988)、内湾ではカブトクラゲの個体群によって排出されたアンモニアおよびリン酸の、植物プランクトンの増殖に対する役割は低いことが示唆される。しかし、東京湾外湾および湾外域の比較的水のきれいな海域では、カブトクラゲの個体群によるアンモニアおよびリン酸排出量の現場の栄養塩濃度に対する割合は高く、ナラガンセット湾における *M. leidyi* と同様に、植物プランクトンの増殖を促進する役割を持つと考えられる。

## 第 6 章 カブトクラゲの飢餓耐性

はじめに

第 5 章において、東京湾におけるカブトクラゲは代謝エネルギーをカイアシ類の捕食だけで賄えることを明らかにした。しかし、カブトクラゲは東京湾だけではなく、黒潮の影響を受けた比較的貧栄養な海域にまで出現することから、そのような海域ではカブトクラゲが常に必要量の餌を摂餌できるとは限らない。天然海域における *Mnemiopsis mccradyi* に関しては空胃率が 80 % 近くに達することが報告されている (Larson 1987)。飢餓時におけるクシクラゲの代謝の変化を調べることは、沿岸海域におけるクシクラゲの個体群の変動を研究する上で重要であると考えられる。しかし、飢餓環境とクシクラゲの代謝との関係に関する研究はあまり行われておらず、知見に乏しい。そこで、本章ではカブトクラゲについて飢餓実験を行い、絶食による全長および代謝速度の変化からカブトクラゲが飢餓環境に対してどの様に対応しているのかについて考察した。

### 材料と方法

実験は 1993 年 10 月中旬から 11 月下旬にかけて坂田実験実習場で行った (第 2 章、図 2-1)。カブトクラゲの採集と代謝速度の測定方法は第 2 章および第 5 章と同様である。飢餓実験は咽頭内が空の状態となった全長 26–60 mm の変態個体、23 個体を用いて行った。Whatman GF/C フィルターで濾過した海水の入った 1 l ガラス容器に 1–2 個体のカブトクラゲを入れ、22℃の恒温槽内に静置して絶食させた。本研究ではこの時間を絶食時間とする。12 時間ごとに容器中の海水を交換し、カブトクラゲの全長を計測した。明暗周期は 12L:12D である。

絶食によるカブトクラゲの代謝速度の変化を調べるために、一定時間絶食さ

せたカブトクラゲを実験容器に移し、遮光した恒温槽内に 17–25 時間静置してカブトクラゲの呼吸速度、アンモニアおよびリン酸排出速度を測定した。代謝速度の測定方法は第 5 章と同様である。

代謝実験に用いたカブトクラゲはさらに絶食を続け、全長の変化を調べるか、あるいは直ちに乾燥させて、CHN コーダー (ヤナコ, MT-3 型) による体炭素および窒素含有率測定の試料とした。全長 35 mm 未満のカブトクラゲについては、測定は全長がほぼ等しい個体を、2–3 個体合わせて 1 サンプルとした。全長 35 mm 以上のカブトクラゲについては 1 個体ずつ測定した。カブトクラゲの乾燥重量は回帰式 (第 2 章) を用いて全長から推定した。

## 結果と考察

### 絶食によるカブトクラゲの体元素含有率の変化

絶食 0 時間 (すなわち、天然海域から採集した直後) のカブトクラゲの乾燥重量に対する体元素含有率は、炭素では 1.10 %、窒素では 0.34 %であることから (第 2 章)、絶食 24, 48, 72, 96 時間におけるカブトクラゲの元素含有率は炭素、窒素共に増加した (表 6-1)。C/N 比は絶食時間の間で大きな差はなく、平均で 1.4 ( $\pm 0.17$  SD)であった。C/N 比は絶食 0 時間では 4.0 であるのに対して半分以下である。一般に C/N 比は体構成成分がタンパク質の場合は 3–4、脂肪では約 113 であるが (Omori and Ikeda 1984)、飢餓状態におけるカブトクラゲの体構成元素の C/N 比は、どの数値にも当てはまらない。そこで絶食 24 時間について、全く別の全長 34–59 mm の変態個体、6 サンプルを用いて追試を行った (表 6-1)。

追試に用いたカブトクラゲの体元素含有率は体サイズに関わらずほぼ一定で、炭素では平均 1.18 % ( $\pm 0.06$  SD)、窒素では 0.58 % ( $\pm 0.06$  SD) であり、

表 6-1 カブトクラゲの体構成元素含有率と飢餓時間との関係。点線以下のデータは追試による結果。

Time starved (h)	TL (mm)	Carbon (% DW)	Nitrogen (% DW)	C:N
24	37	2.13	1.36	1.57
	30	3.32	2.12	1.57
	47	4.77	3.11	1.53
48	37	3.46	2.65	1.31
	43	2.56	1.93	1.33
	38	2.02	1.51	1.34
	33	2.43	1.80	1.35
72	46	1.42	1.06	1.34
	60	1.22	0.79	1.54
96	43	1.64	1.19	1.38
	35	4.36	3.75	1.16
	27	3.09	2.34	1.32
	32	2.64	1.44	1.83
<hr/>				
24	34	1.23	0.60	2.05
	38	1.22	0.62	1.97
	49	1.16	0.55	2.11
	56	1.12	0.57	1.96
	59	1.10	0.48	2.29
	59	1.24	0.63	1.97

C/N 比は 2.1 ( $\pm 0.1$  SD) であった。この C/N 比に関しても、体構成成分としてのタンパク質や脂肪の値には当てはまらない。飢餓時におけるカブトクラゲの C/N 比の低下は体窒素含有率の上昇によるものであるが、飢餓環境下におけるクシクラゲ類の体元素含有率の変動に関する研究報告は無いことから、この現象の要因については明らかではない。

#### 絶食によるカブトクラゲの代謝への影響

絶食時間とカブトクラゲの代謝速度との関係を図 6-1 に示す。カブトクラゲの呼吸、アンモニアおよびリン酸排出速度は絶食時間が長くなるに従い急激に低下した。カブトクラゲの代謝速度は採集によるストレスの影響等を受けないことから(第 5 章)、代謝速度の低下は飢餓による活性の低下と考えられる。同様の傾向は *M. mccradyi* や *Pleurobrachia pileus* についても報告されている (Ikeda 1977, Kremer 1982)。カブトクラゲの呼吸および排出速度は 48 時間以降は安定した。このことから、カブトクラゲは飢餓環境に対して 48 時間ほどで順応することが示唆される。

カブトクラゲが呼吸に用いる酸素と排泄する窒素における O/N 比は 10.9–17.5 の範囲であり、絶食するに従い低下する傾向が見られた (図 6-1)。O/N 比と絶食時間との関係を絶食 0 時間と 24 時間、および絶食 48–96 時間の 2 グループに分けて、平均値の差の検定を行った。絶食 0–24 時間および 48–96 時間における O/N 比の平均値はそれぞれ 16.4 ( $\pm 3.4$  SD)、11.5 ( $\pm 3.1$  SD) であり、両者の間には有意な差が見られた ( $t$ -検定,  $P < 0.05$ )。代謝基質としてタンパク質と脂質のみを等量利用した場合の O/N 比は 24 であり、タンパク質のみを利用した場合では約 8 となる (Omori and Ikeda 1984)。従って、カブトクラゲは絶食時においてもタンパク質を主な代謝基質として利用し、飢餓が進行するに従いその割合は高まることが示唆される。

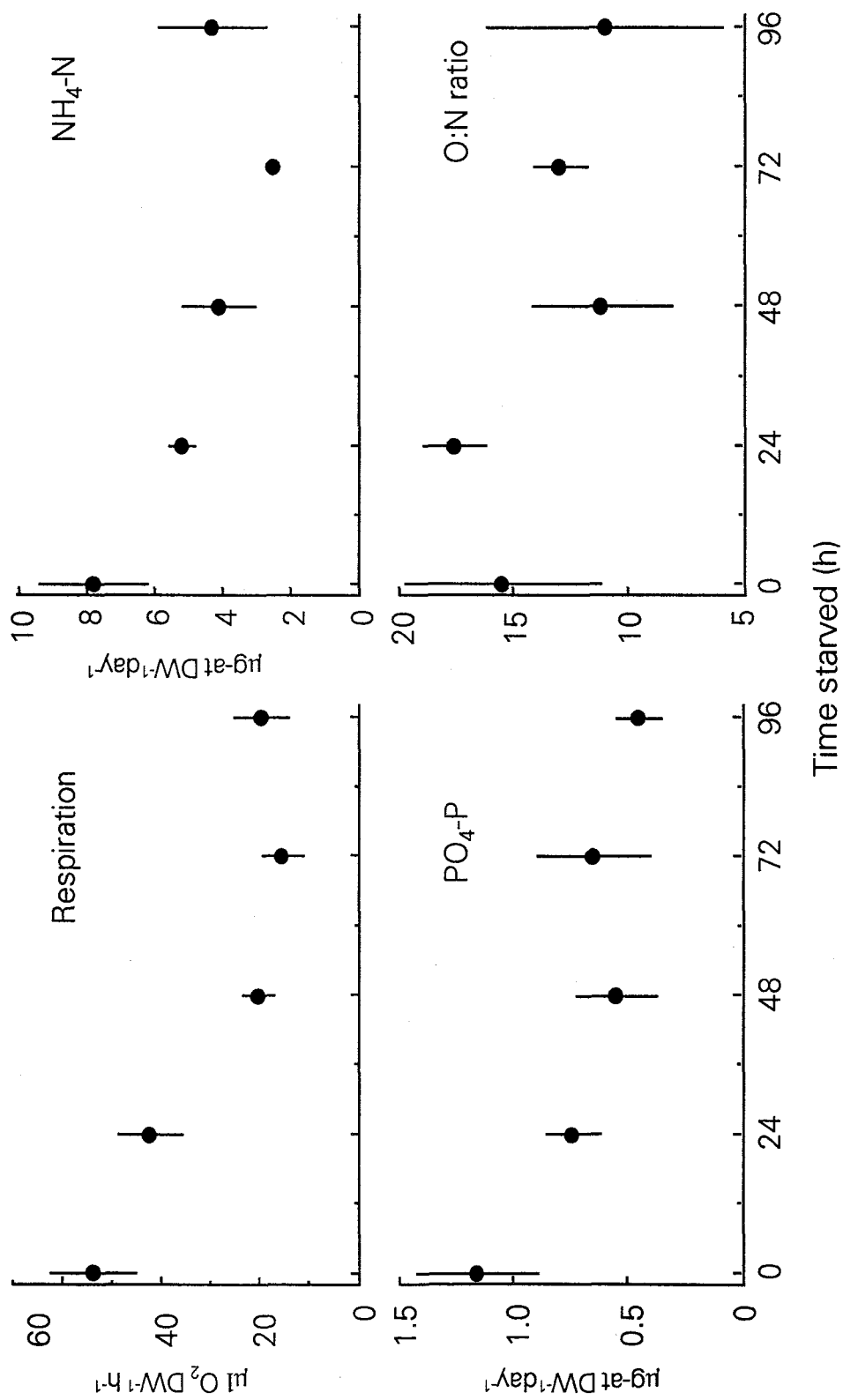


図 6-1 飢餓環境下におけるカブクラゲの代謝速度の経時変化。縦線は標準偏差を表す。

*Mnemiopsis mccradyi* の O/N 比は飢餓状態が進むにつれて上昇する (Kremer 1982)。Ikeda (1977) は *P. pileus* について飢餓実験を行い、絶食 0 時間において 10 前後であった O/N 比が絶食 48 時間以降 20–30 に上昇したことを報告している。これについて Ikeda (1977) は体に蓄えられた炭水化物か脂質が代謝に使われていると推測した。*M. mccradyi* や *P. pileus* はカブトクラゲと比較して元素含有率く (第 2 章)、カブトクラゲよりも多くの炭水化物や脂質などを体に貯蔵していると考えられる。

### 絶食による体サイズの変化およびエネルギーの分配

絶食による全長の変化を乾燥重量の変化に換算した。カブトクラゲの乾燥重量は絶食後 12–36 時間の間に大きく減少した (図 6-2)。乾燥重量の経時変化を絶食 12–36、36–96 時間の 2 グループに分けて縮小速度を計算した結果、それぞれ 1 日当たり約 20 % および 7 % の乾燥重量を失っていると推定された。カブトクラゲの乾燥重量当たりの元素含有量は、飢餓時においてもカブトクラゲの大きさに関わらず一定であることから、縮小速度はカブトクラゲの体含有炭素および窒素の消費速度を反映する。

カブトクラゲの代謝速度の経時変化から、絶食時における体含有炭素および窒素の消費率を計算した。飢餓状態におけるカブトクラゲの体元素含有率について、C/N 比の値がタンパク質や脂質等を表す値から外れるため、体元素消費率の計算を行うに当たっては採集直後のカブトクラゲの体炭素および窒素含有率、すなわち 1.10 % および 0.34 % を用いた (第 2 章)。代謝による体元素の消費率は絶食 24 時間においては炭素では 4.9 %、窒素では 3.2 % であった。絶食 48 時間以降の体元素消費率は炭素では 1.4–1.9 %、窒素では 1.0–2.0 % となった (表 6-2)。Kremer (1982) は *M. mccradyi* について絶食による代謝速度の変化を調べた。絶食 120 時間における *M. mccradyi* の代謝による体元素消費率は炭素



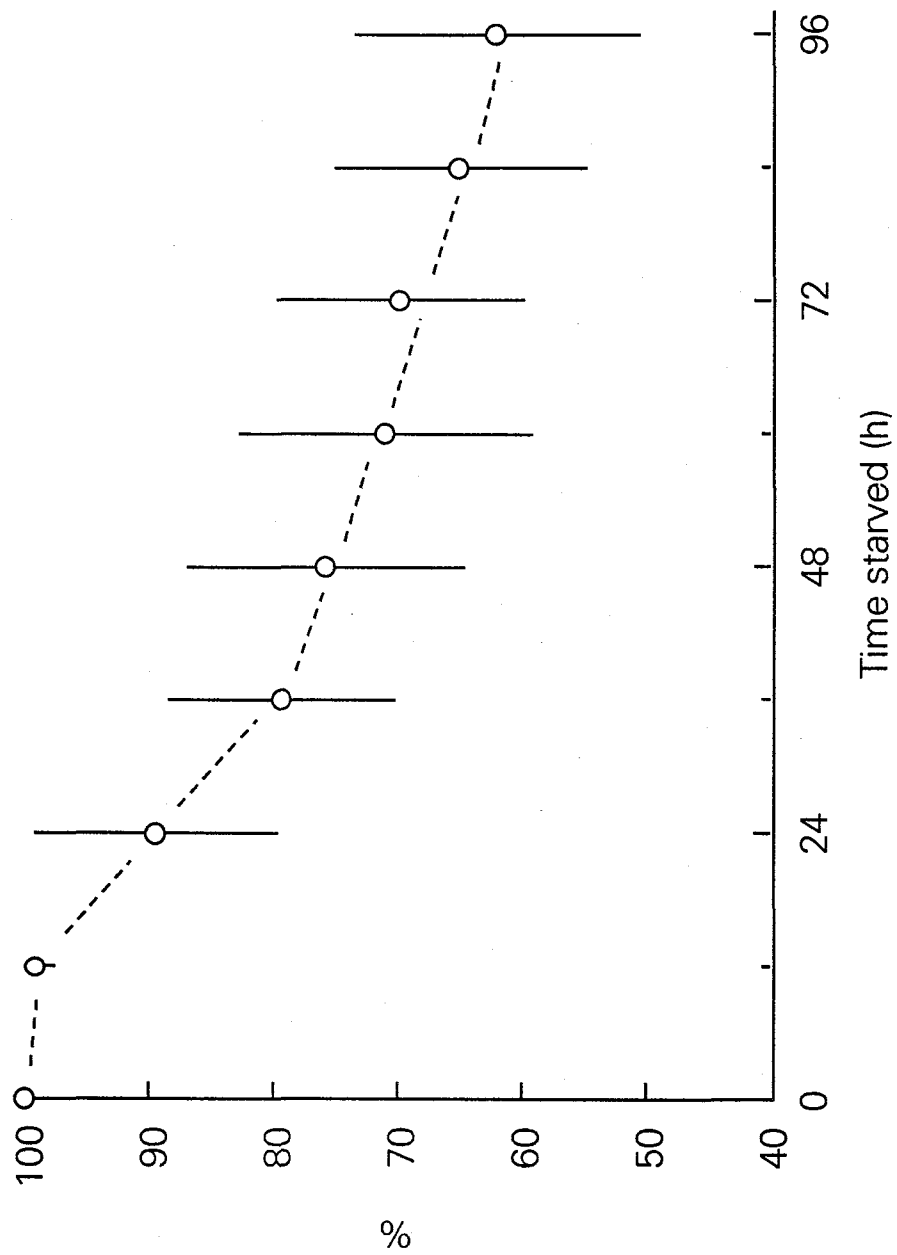


図 6-2 飢餓時間とカブトクラゲの乾燥重量との関係。各値は実験開始時の乾燥重量に対する割合を表す。縦線は標準偏差。

表 6-2 カブトクラゲの代謝速度および体元素消費率と飢餓時間との関係。  
( )内の数値は標準偏差を表す。

Time starved (h)	Metabolic rate Respiration ( $\mu\text{l O}_2 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )	Excretion ( $\mu\text{g-at N gDW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ )	Daily Metabolic elemental loss (%)	
			Carbon	Nitrogen
0	53.8 ( $\pm 8.5$ )	7.8 ( $\pm 1.6$ )	4.9	3.2
24	42.2 ( $\pm 5.7$ )	5.2 ( $\pm 0.4$ )	3.9	2.1
48	20.2 ( $\pm 2.9$ )	4.1 ( $\pm 1.1$ )	1.9	1.7
72	15.3 ( $\pm 3.5$ )	2.5 ( $\pm 0.2$ )	1.4	1.0
96	19.5 ( $\pm 4.5$ )	4.3 ( $\pm 1.6$ )	1.8	2.0

では 4 %、窒素では 3 %であり、カブトクラゲと比較して非常に高い。飢餓環境下において、代謝による体元素消費率が低いことは体含有元素の浪費を防ぐことにつながり、飢餓に対する耐性が高いことを意味する。*Mnemiopsis mccradyi* は内湾から沿岸域の餌の豊富な海域に分布するのに対して、カブトクラゲは比較的貧栄養な海域にも出現するため（第 4, 5 章）、飢餓を乗り切るための生態戦略を獲得したことが示唆される。

飢餓環境下におけるカブトクラゲの代謝による体元素消費率は、乾燥重量の低下速度から推定した、カブトクラゲの 1 日当たりの炭素および窒素の消費速度と比較してかなり低い。カブトクラゲは体内に蓄積したエネルギーを代謝および産卵に利用すると考えられる。そこでエネルギーの配分を炭素について計算した。実験期間中、多くの個体が飢餓実験開始から 24 時間以内に産卵を行い、それ以後、再び放卵することはなかった。絶食 48 時間以降の元素消費率には産卵による損失は含まれないことから、総炭素消費量の約 5 %は運動エネルギーとして利用されていることが示唆される。

カブトクラゲの卵 1 個当たりの炭素含有量は  $0.57 \mu\text{g C}$  である（第 7 章）。全長 50 mm のカブトクラゲについて計算を行うと、この体サイズの個体は 1 日当たり 942 個の卵を放出することから、産卵によって消費される炭素量は約  $540 \mu\text{g C}$  と推定される。これは体元素含有量の約 9 %に相当する。カブトクラゲが絶食 12–36 時間の間に呼吸、運動および産卵に利用したと考えられる炭素消費率を合計すると約 18 %であり、1 日当たりの総炭素消費率である 20 %にほぼ等しい。このことから、絶食 36 時間以内の乾燥重量の急激な減少は放卵によるエネルギーの損失によって起きたことが示唆される。

絶食 168 時間以降、実験容器の底に沈んでいるカブトクラゲが多く観察された。絶食 240 時間経過した時点で形が歪み始め、死亡する個体も現れた。実験開始時の全長が 20–28 mm であったカブトクラゲは絶食 240 時間ほどで全長約 12

mm まで縮小し、このとき袖状突起が消失した。これらの個体はその後、絶食 336-432 時間まで生存した。カブトクラゲの袖状突起は餌をとるために必要であることから、これを喪失した時点で餌を与えたとしても、飢餓個体が再び成長できるとは考えにくい。従って、飢餓状態の進行したカブトクラゲにとって、全長 12 mm は餌環境が回復したときに再び成長することができる閾値であると考えられる。

#### 全エネルギー消費量に占める代謝速度の割合

絶食 48, 72, 96 時間におけるカブトクラゲの全エネルギー消費量に占める代謝速度の割合は炭素ではそれぞれ 27, 20, 26 %、窒素では 24, 14, 29 %であり、絶食時間との間に大きな差は見られない。このことからカブトクラゲは、絶食 48 時間以降は飢餓状態が進んでもエネルギーの配分をそれほど変えないことが示唆される。

飢餓実験中、カブトクラゲの運動量はやや低下したと思われるものの、大きな変化は見られなかった。これは運動による炭素消費率が飢餓時間に関係なくほぼ一定であることに一致する。以上のことから、飢餓環境下におけるカブトクラゲは卵生成を停止して、そのエネルギーを代謝に配分し、さらに体を収縮させることによって恒常性を維持していることが明らかとなった。

Mayzaud (1976) はカイアシ類の *Calanus finmarchicus* や毛顎類の *Sagitta elegans* 等を用いた飢餓実験によって、飢餓耐性は脂質の含有量によって左右される、すなわち、脂質を代謝基質に用いることによってタンパク質の消費を防ぐことができることを示唆した。脂質をほとんど持たず、代謝基質にタンパク質を使わざるを得ないクシクラゲにとって、飢餓時における体の縮小は、体を構成しているタンパク質の維持という点から非常に重要であると考えられる。

## 第 7 章 カブトクラゲの成長と産卵

はじめに

東京湾におけるカブトクラゲの大量発生は短期間のうちに起こることを第 3 章で明らかにした。クシクラゲ類は非常に高い成長および増殖能力を持つと考えられる。しかし、クシクラゲ類はホルマリン等で固定すると体構造が崩壊するため、他の動物プランクトンのように体サイズのコホート解析によって天然海域における成長速度を推定することは難しい。また、クシクラゲ類は飼育が困難な種が多く、成長および産卵に関する生態学的な知見に乏しい。

本章では、カブトクラゲの飼育実験を様々な環境条件下で行い、本種の成長特性について明らかにした。さらに、カブトクラゲの天然海域における産卵速度を計測し、成長特性と組合わせることによって、東京湾におけるカブトクラゲの大量発生の機構および生活史について考察した。

### 1 カブトクラゲの成長

材料と方法

実験は 1995 年 6 月から 1996 年 1 月にかけて坂田実験実習場で行った (第 2 章、図 2-1)。カブトクラゲと餌に用いるカイアシ類のアカルシア (*Acartia omorii* または *Acartia erythraea*) の採集方法は第 2 章および第 4 章と同様である。アカルシアの採集は可能な限り毎日行った。

カブトクラゲの飼育には容積 5 および 12 l のダブルキューベット (第 4 章、図 4-3) を用いた。飼育用海水としては実習場地先からポンプにより汲み上げられ、濾過槽 (砂濾過) を通して供給される海水を用いた。餌密度は既知の密度のア

カルシウムが入った海水を飼育水で希釈して、所定の密度となるように調整した。実験期間中、12時間毎にカブトクラゲを一旦他の容器に移し、餌と海水を交換した。餌はネットにより濾しとり、新たに当初の密度となるように加えた。海水は約 1/4 を交換した。

カブトクラゲの飼育実験に先立って、二つの予備実験を行った。まず、飼育容器の大きさによるカブトクラゲの成長速度に対する影響を調べた。全長 7–8 mm の幼生を容積 5 l のダブルキュベットに 1–2 個体、12 l のダブルキュベットには 2–3 個体ずつ入れ、水温 21℃、餌密度 10 および 20 *Acartia* l<sup>-1</sup> における成長速度をそれぞれ測定した。次に、餌としてアルテミア (*Artemia salina*) のノープリウス幼生を用いてカブトクラゲの飼育実験を行い、アカルシウムを餌にした場合との成長速度の違いを調べた。アルテミア幼生は孵化後 24 時間以内のものを用いた。飼育容器は 5 l ダブルキュベット、実験水温は 21℃、餌密度は 50 *Artemia* l<sup>-1</sup> である。

### カブトクラゲの成長にともなう形態の変化

カブトクラゲの成長にともなう形態の変化を観察するため、全長 4–6 mm の幼生を 2–3 日間飼育した。餌密度は 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> とした。飼育水温は現場水温に合わせて 24℃に設定した。

### カブトクラゲの成長速度の測定

カブトクラゲの成長速度の測定は全長 4–9 mm の幼生および全長 15–37 mm の変態個体を用いて行った。幼生および全長 30 mm 未満の変態個体については 2 個体ずつ、全長 30 mm 以上の変態個体については 1 個体ずつダブルキュベットに入れ、餌密度 2–100 *Acartia* l<sup>-1</sup> の条件下で 4–7 日間飼育した。カブトクラゲの摂餌による餌密度の急激な減少を防ぐために、餌密度 2–20 *Acartia*

1<sup>l</sup>では12 lダブルキュベットを、それ以外の餌密度では5 lダブルキュベットを飼育容器として用いた。飼育水温は17, 19, 21, 24, 27℃とし、明暗周期は12L:12Dとした。現場水温と飼育水温との差が5℃以上となる場合には、カブトクラゲを飼育水温下で24時間飼育した後、実験を開始した。飼育用海水の塩分は1995年9月－1996年1月においては平均34.1 (±0.8 SD) であった。

#### 瞬間成長速度および成長効率の計算

カブトクラゲの1日当たりの瞬間成長速度 (g) は次式を対数変換することによって算出した。

$$WW_t = WW_0 e^{gt}$$

すなわち、

$$g = \frac{\ln WW_t - \ln WW_0}{t}$$

ここで  $WW_t$ ,  $WW_0$  は実験開始時および終了時のカブトクラゲの湿重量、 $t$  は飼育日数をそれぞれ表す。変態個体および幼生の湿重量 ( $WW$ , g) は全長 ( $TL$ , mm) との回帰式;  $WW = 0.0005TL^{2.72}$  (Kasuya *et al.* 1994) および  $WW = 0.0024TL^{2.33}$  (第2章) を用いてそれぞれ全長から算出した。

カブトクラゲの総成長効率 ( $K_1$ ) および純成長効率 ( $K_2$ ) は次式によって算出した (Omori and Ikeda 1984)。

$$K_{1t} = \frac{C_{t+1} - C_t}{(I_t + I_{t+1})/2}$$

$$K_{2t} = \frac{C_{t+1} - C_t}{C_{t+1} - C_t + (M_t + M_{t+1})/2}$$

ここで、 $K_{1t}$  および  $K_{2t}$  は  $t$  日目における総成長効率および純成長効率をそれぞれ表す。 $C_t$ ,  $C_{t+1}$ ,  $I_t$ ,  $I_{t+1}$ ,  $M_t$ ,  $M_{t+1}$  は  $t$  日目およびその 1 日後におけるカブトクラゲの炭素量、カブトクラゲが 1 日あたりに捕食によって得る炭素量、呼吸に利用される炭素量をそれぞれ表す。変態個体の炭素含有量は乾燥重量の 1.10 %とし、乾燥重量 (DW, mg) は回帰式:  $DW=0.062TL^{2.34}$  を用いて全長 (TL, mm) から推定した (第 2 章)。変態個体の捕食速度 (PR, *Acartia ctenophore*<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) は Kasuya *et al.* (1994) によって報告された湿重量 (WW, g)、餌密度 (F, *Acartia* l<sup>-1</sup>) および水温 (T, °C) との関係式;  $PR=(1.8\ln(F)-2.2)WW^{0.67}e^{0.058(T-16)}$  から算出した。アカルシアの炭素量は 1 個体当たり 2.5 µgC (Kremer *et al.* 1986b) とした。

## 結果

### 飼育容器の大きさおよび餌の種類の影響

全長 7–8 mm の幼生に関する 4 日間の湿重量の変化を基にして、瞬間成長効率を算出した。5 l および 12 l ダブルキューベットで飼育した幼生の瞬間成長効率の平均値はそれぞれ 0.44 (± 0.05 SD, N=4)、0.43 (± 0.05 SD, N=5) となった。

アルテミアノープリウス幼生を餌として行った飼育実験では、実験に用いた全長 7–8 mm の幼生 4 個体中 3 個体が死亡または袖状突起の破損を起こす結果となった。損傷無く生残した幼生に関する 4 日間の湿重量の変化から算出した瞬間成長速度は 0.24 であった。



### 成長にともなう形態の変化

カブトクラゲは全長 6 mm 前後で袖状突起 (図 7-1a)、全長 10 mm 前後から耳状突起の形成がそれぞれ始まった (図 7-1b)。全長 13 mm の個体では、触手と袖状突起の両方を用いた摂餌が観察された (図 7-1c)。全長 15 mm ほどで触手は完全に退化し、成体と同じ形態となった (図 7-1d)。

### 瞬間成長速度と餌密度との関係

全長 7–9 mm の幼生および全長 15–18 mm の変態個体の水温 21℃における瞬間成長速度と餌密度との関係を図 7-2 に示す。幼生の瞬間成長速度は餌密度 2 *Acartia* l<sup>-1</sup> では負の値となったが、3 *Acartia* l<sup>-1</sup> では正の値となり、それ以上では餌密度の増加にともない上昇した。瞬間成長速度の最大値は餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における 0.63 であり、これは 1 日当たり 88 %の湿重量増加率に相当する。変態個体の瞬間成長速度は餌密度 10–100 *Acartia* l<sup>-1</sup> の範囲では、餌密度の増加にともない緩やかに上昇した。平均で 0.43 (± 0.071 SD) であった。

### 瞬間成長速度と水温との関係

上記と同じ全長範囲の幼生の瞬間成長速度と水温との関係について Arrhenius plot (石田 1974) を行った結果、両者の関係は 2 つの直線で表され (図 7-3)、瞬間成長速度と水温との関係は水温 21℃を境にして明らかに異なる。

図 7-2 と同じ全長範囲の幼生および変態個体の瞬間成長速度と水温との関係を図 7-4 に示す。幼生および変態個体の瞬間成長速度は水温の上昇にともない増加した。成長や捕食および代謝速度の水温との関係は一般に指数式;

$$Y=ae^{bT}$$

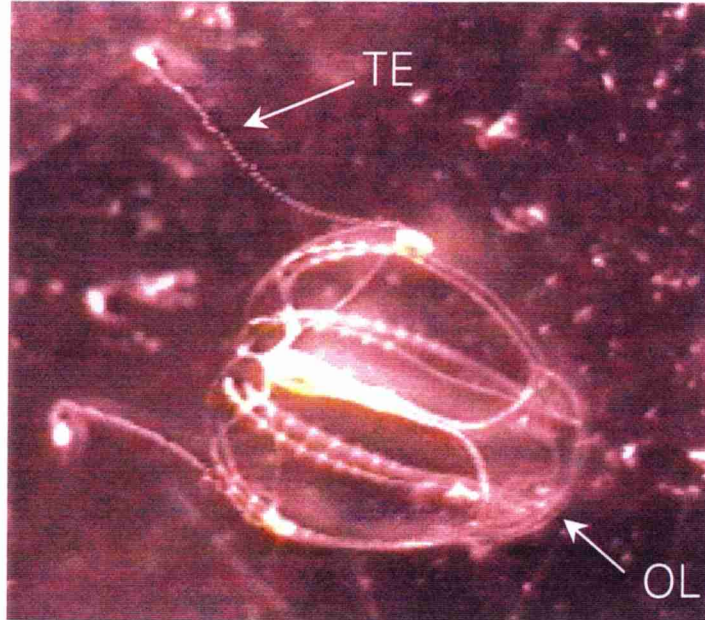


図 7-1a 幼生 (触手面、全長約 8 mm)。  
OL: 袖状突起、TE: 触手。

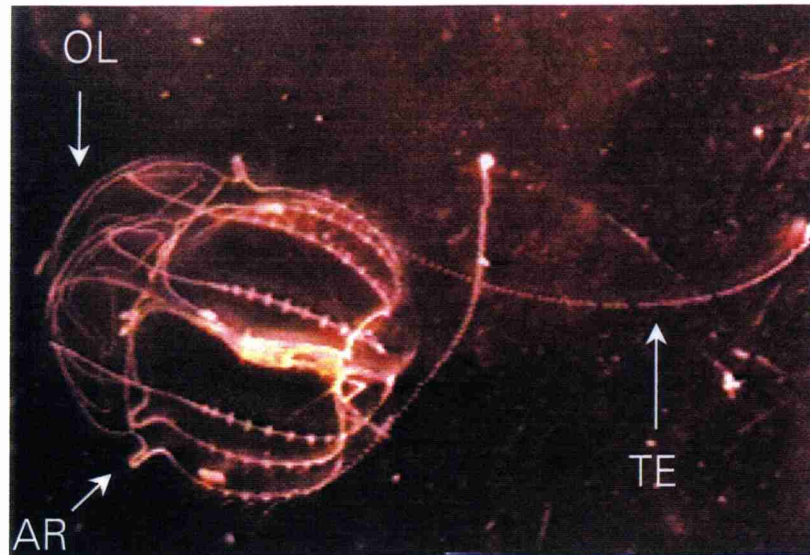


図 7-1b 幼生 (全長約 10 mm)。AR: 耳状突起、OL: 袖状突起、TE: 触手。

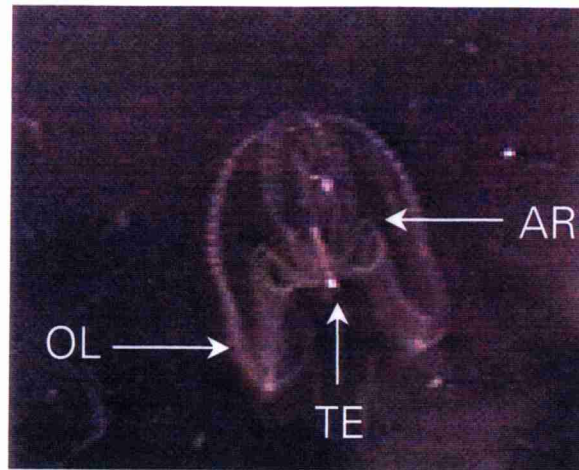


図 7-1c 幼生 (咽頭面、全長約 13 mm)。AR: 耳状突起、OL: 袖状突起、TE: 触手。

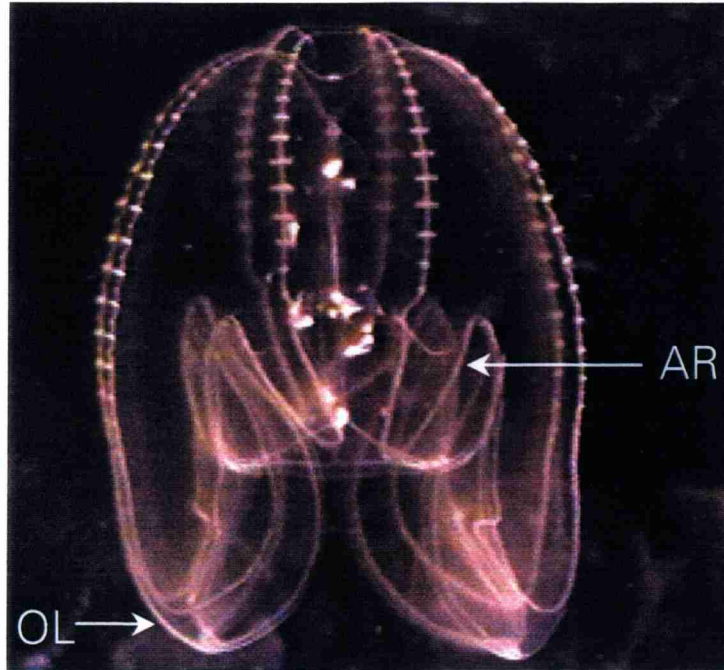


図 7-1d 変態個体 (咽頭面、全長約 15 mm)。  
AR: 耳状突起、OL: 袖状突起。

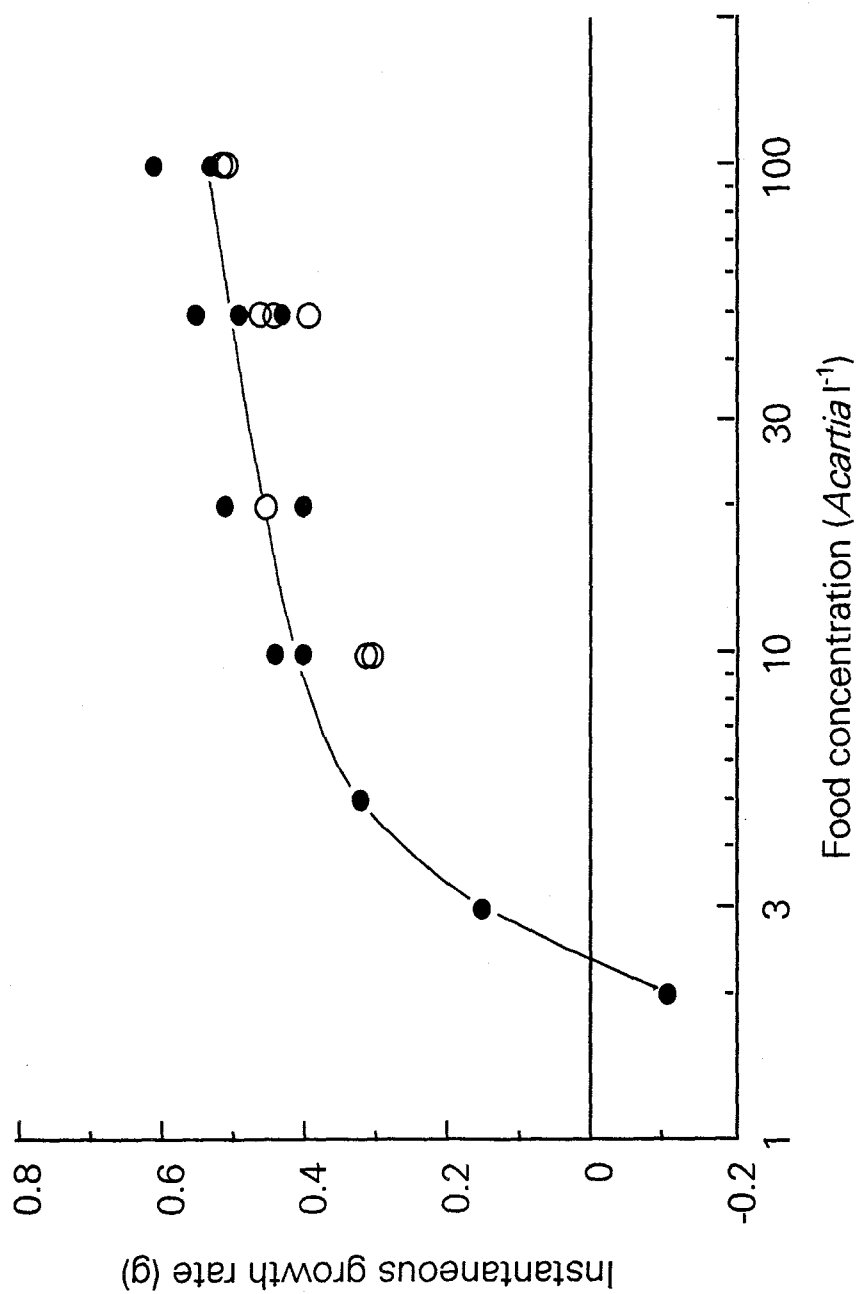


図 7-2 水温 21 °Cにおいて全長 7-9 mm の幼生を 4 日間飼育した場合 (●) と、全長 15-18 mm の変態個体を 2-4 日間飼育した時 (○) の瞬間成長速度と餌密度との関係。横軸は対数。

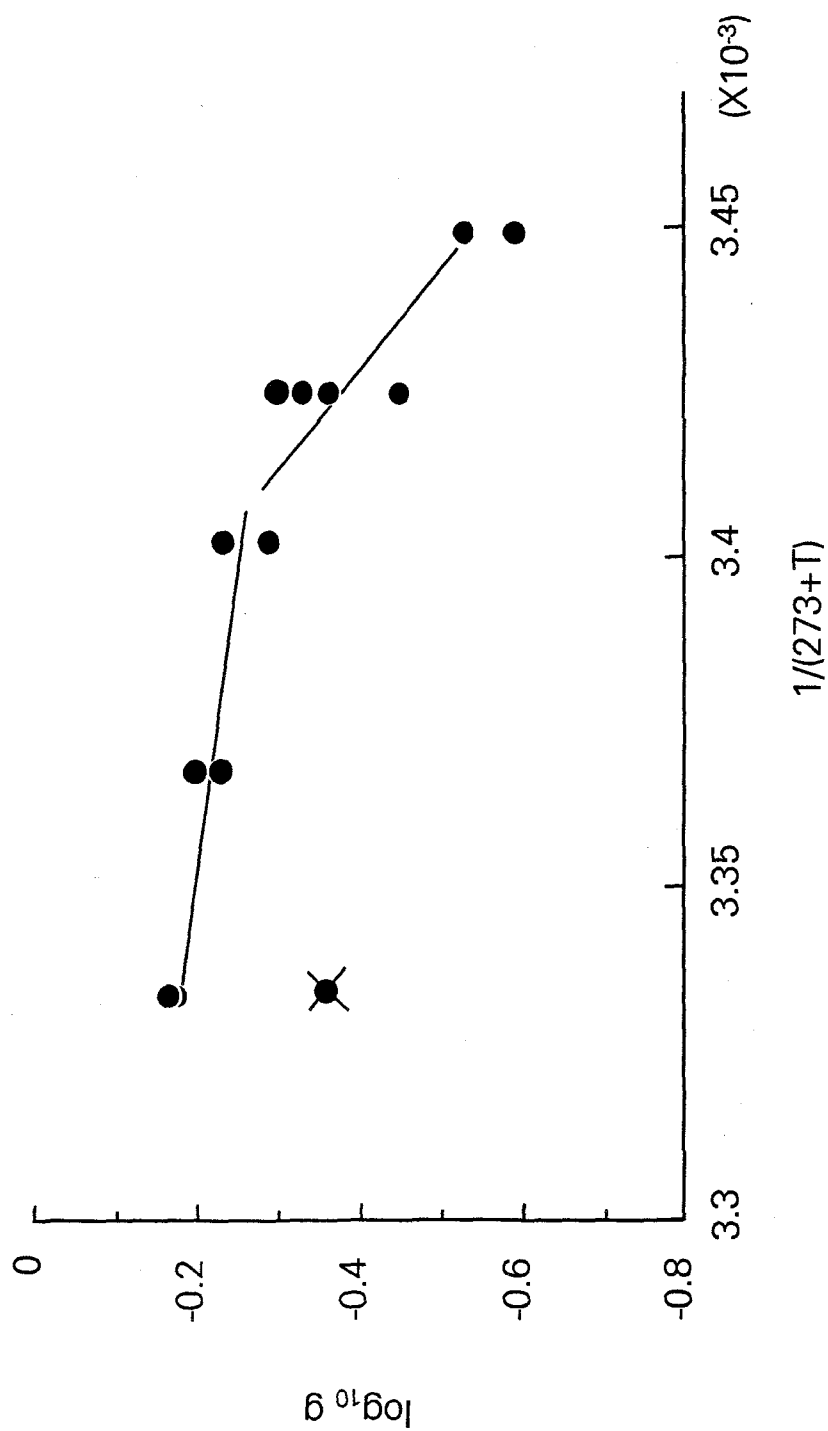
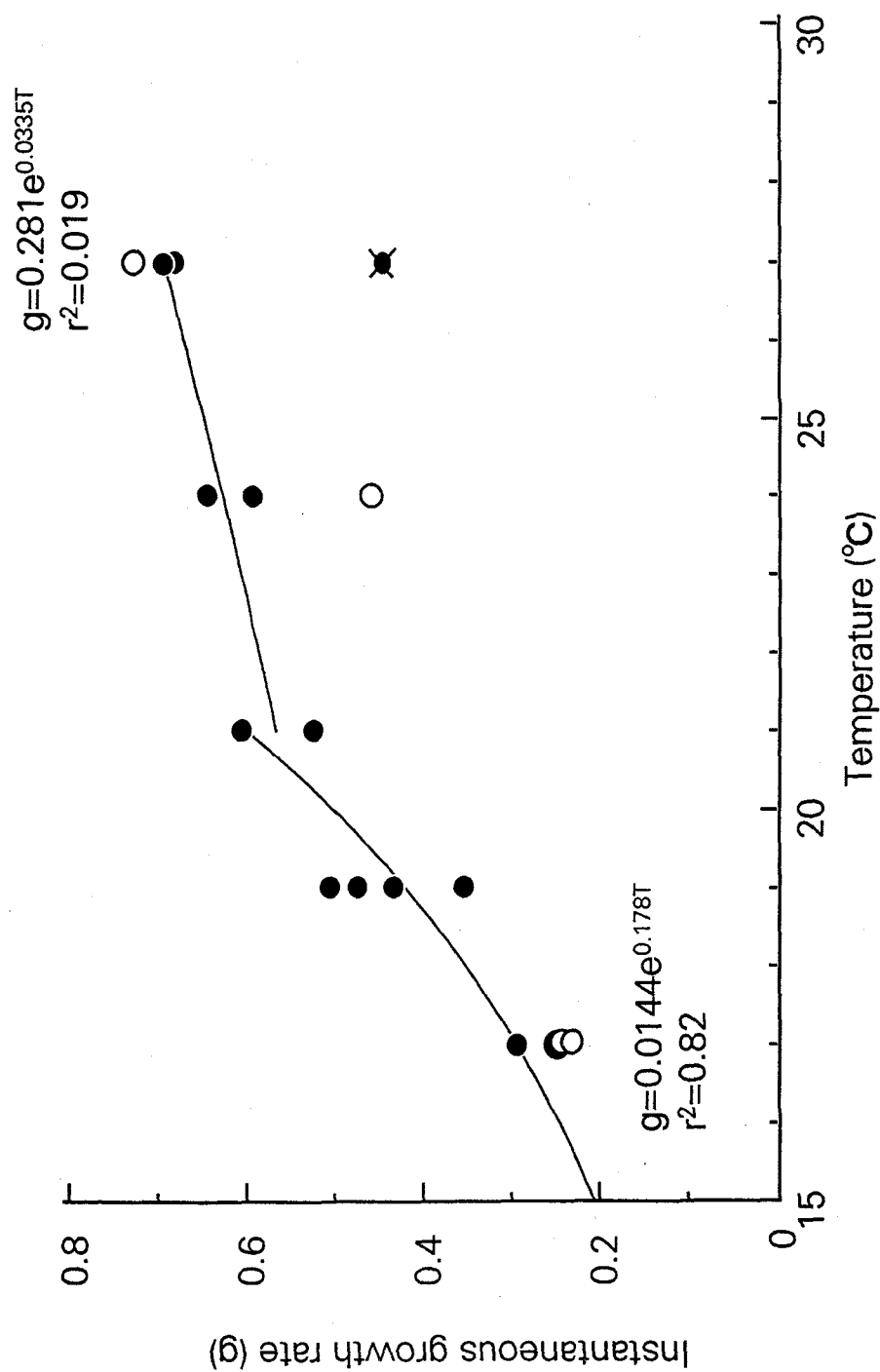


図 7-3 Arrhenius plot によって表したカブトクラゲ幼生の瞬間成長速度と水温との関係。横軸は絶対温度の逆数を表す。×印は図 7-4 において回帰曲線を当てはめる際に除外した点を表す。





によって表される (Kremer 1975, Reeve *et al.* 1978)。ここで、T は水温 (°C)、a, b は定数である。しかし、この式によって表される曲線の形状では、図 7-4 に示す瞬間成長速度と水温との関係を表すことができない。そこで、幼生の瞬間成長速度と水温との関係を 17–21°C と 21–27°C の 2 つに分けて上記の指数式に当てはめた結果、それぞれ

$$g=0.0144 e^{0.178T} \quad (r^2=0.82, N=8)$$

および

$$g=0.281 e^{0.0335T} \quad (r^2=0.019, N=6)$$

となった。

### 成長曲線

飼育実験の結果から水温 17 および 24°C、餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> におけるカブトクラゲの成長曲線を作成した (図 7-5)。同一の個体について長期間の飼育が行えなかったため、異なるサイズの複数の個体について成長曲線を描き、それを重ね合わせることによって広いサイズ範囲における成長曲線とした。孵化後の日数が同じであると推定される個体について全長の平均値を求め、ロバートソンの式；

$$TL = \frac{TL_{\max}}{1 + e^{b-ct}}$$

に当てはめた。ここで  $TL_{\max}$  は最大到達全長、t は日数、b および c は定数をそれ

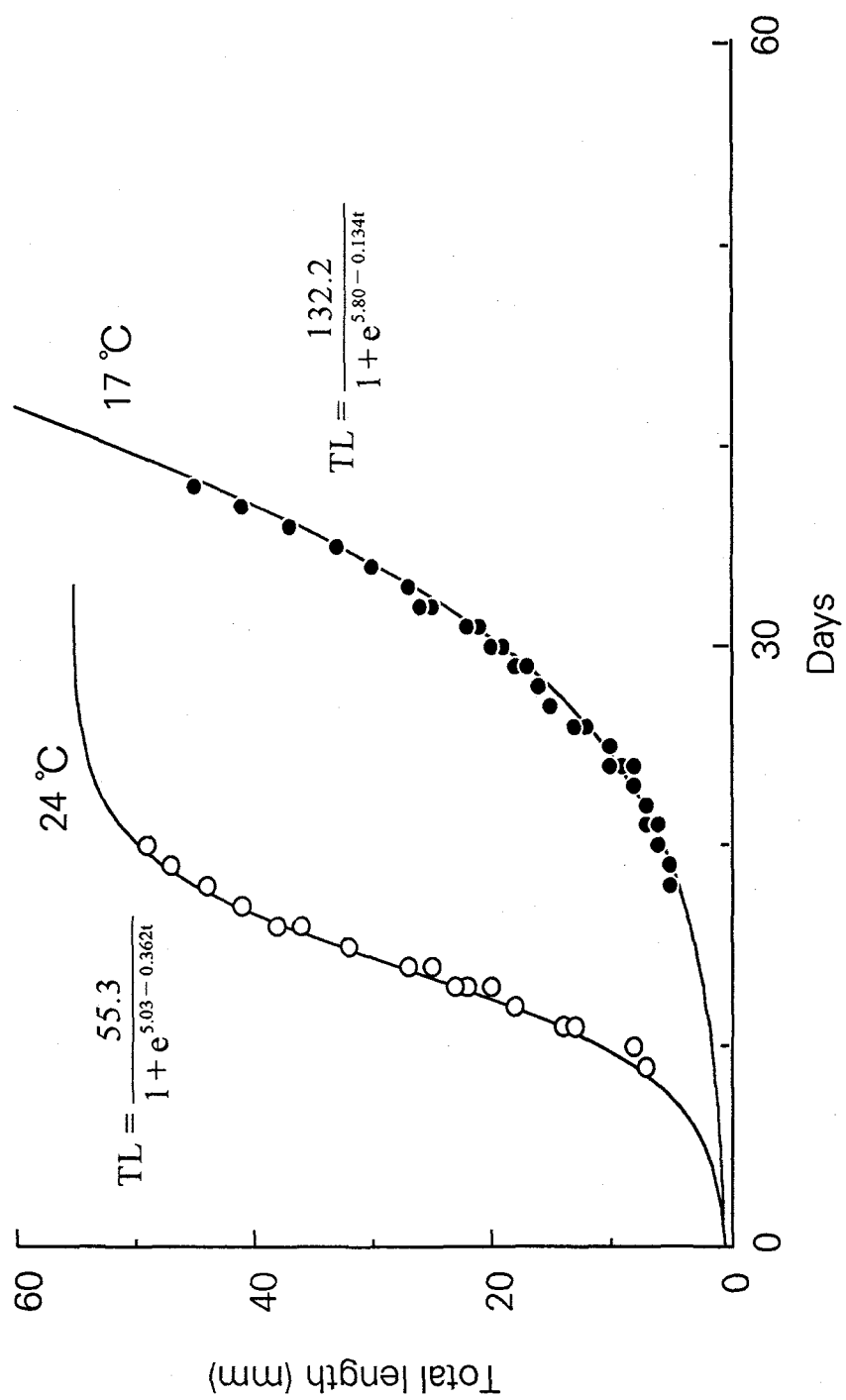


図 7-5 餌密度 100 *Acartia* I-I、水温 24 および 17 °C におけるカブトクラゲの成長速度。実線はロバートソンの式から算出した成長曲線を表す。

ぞれ表す。最大到達全長は水温 24℃では 55.3 mm、水温 17℃では 132.2 mm と推定された。

### 成長効率

水温 21℃におけるカブトクラゲの総成長効率と餌密度との関係を、全長 15–18 mm の個体について求めた (図 7-6)。総成長効率は餌密度 10 *Acartia* l<sup>-1</sup> で約 85 %を示した。餌密度 20 *Acartia* l<sup>-1</sup> において約 50 %まで低下し、それ以上ではほぼ一定となった。

カブトクラゲの純成長効率と全長との関係を成長曲線の結果を基にして各水温ごとに求めた (図 7-7)。全長 20 mm 以下のカブトクラゲでは純成長効率は各水温とも約 90 %であった。水温 27℃において純成長効率はカブトクラゲの成長にともない急激に低下し、全長 30 mm の個体で約 70 %となった。水温 24℃においても同様の傾向が見られた。一方、水温 17℃では成長にともなう純成長効率の低下は非常に緩やかであった。

## 考察

### 飼育容器の大きさおよび餌の種類の影響

5 l および 12 l ダブルキューベツで飼育した幼生の瞬間成長速度の間には有為な差は見られなかった (*t*-検定,  $P > 0.05$ )。従って、餌密度に応じて、異なる容積のダブルキューベツを用いて測定された幼生の成長速度を直接比較することに問題はない。

アルテミアノープリウス幼生を餌とした幼生の瞬間成長速度は、同じ餌密度でアカルシアを餌とした場合の瞬間成長速度約 0.5 に比べて明らかに低い。アカルシアを餌として与えた幼生では、飼育中の死亡および袖状突起の破損を起こし

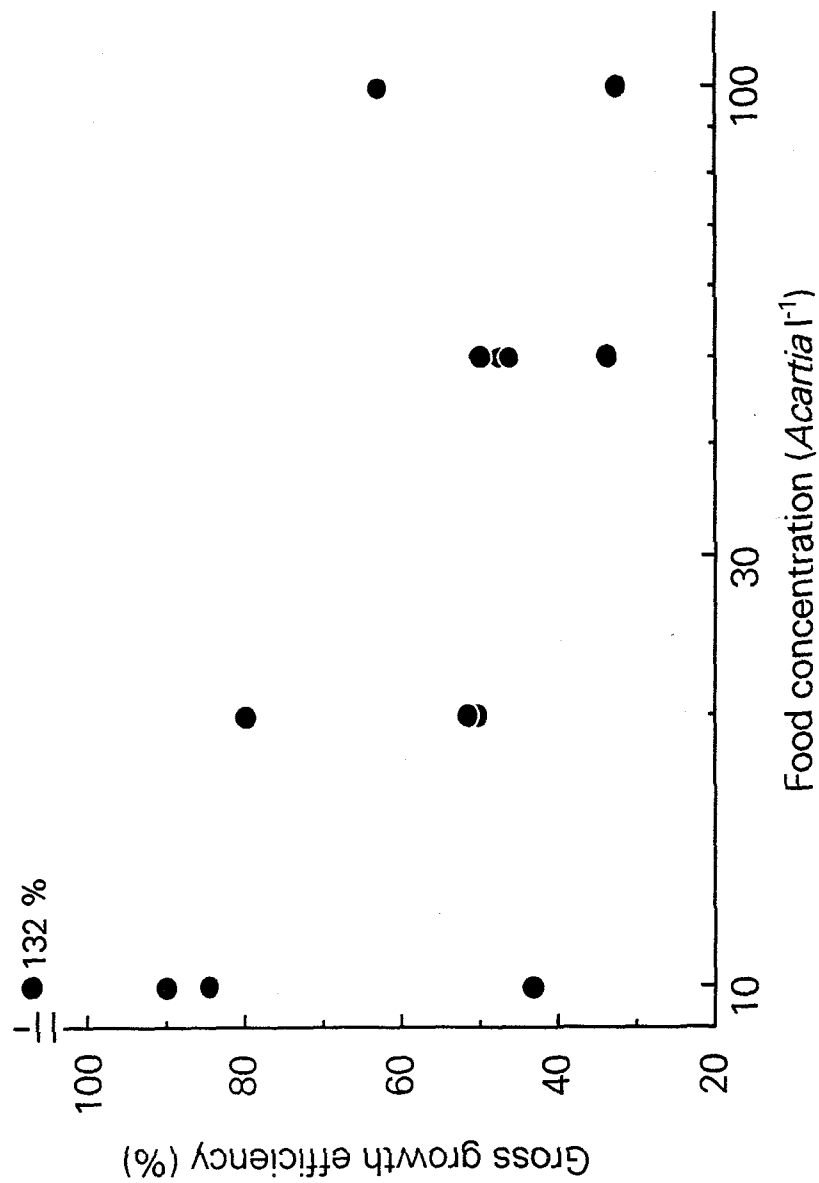


図 7-6 水温 21 °C におけるカブトクラゲの総成長効率と餌密度との関係。全長 15—18 mm のカブトクラゲを対象とした。横軸は対数で表している。

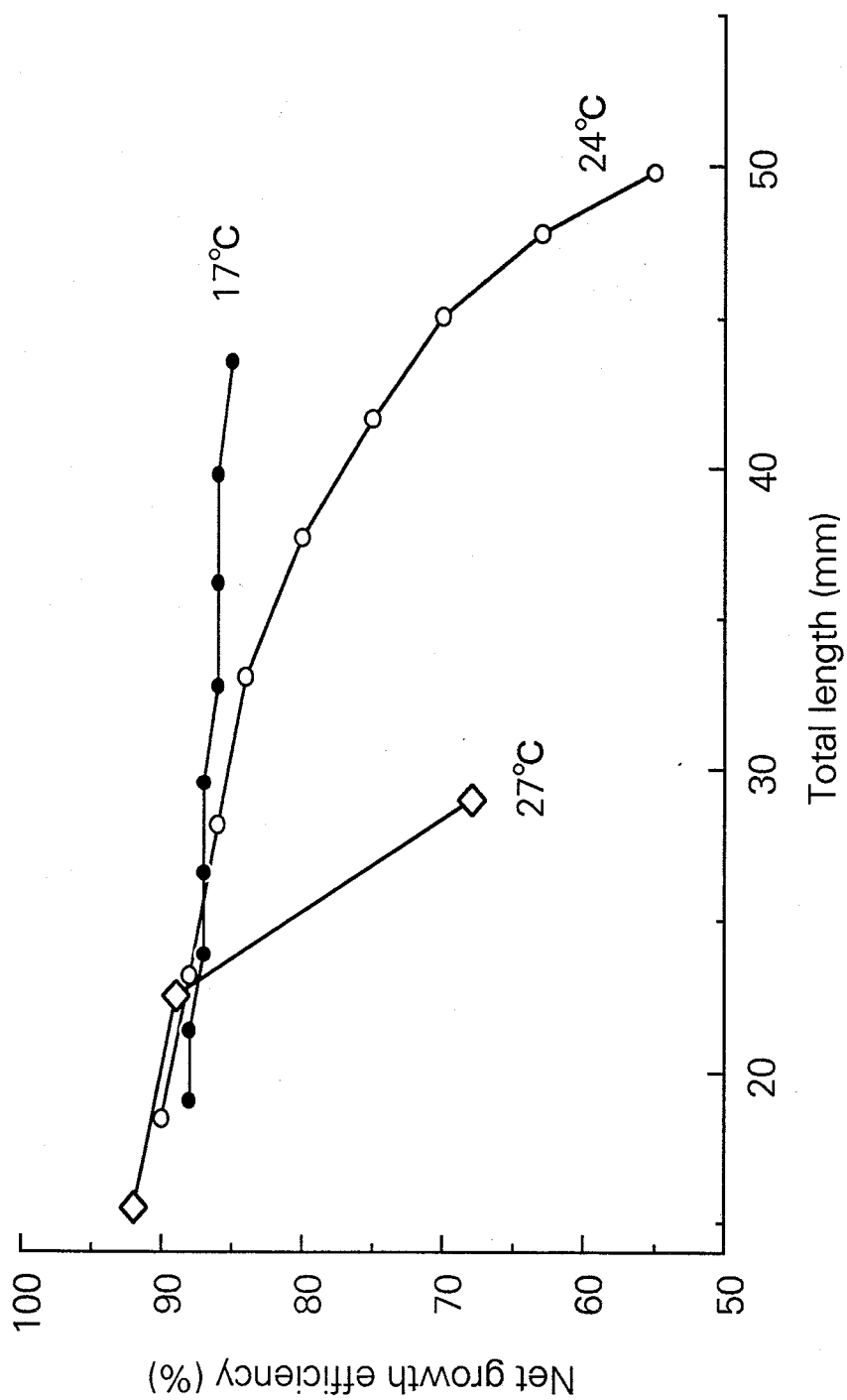


図 7-7 各水温条件下におけるカブトクラゲの全長と純成長効率との関係。餌密度は 100 *Acartia* l<sup>-1</sup>。

た個体は観察されなかったことから、アルテミアノープリウス幼生はカブトクラゲの餌としては不適であると考えられる。アカルシア 1 個体当たりの炭素含有量が  $2.5 \mu\text{gC}$  (Kremer *et al.* 1986b) であるのに対して、アルテミアノープリウス幼生では約  $1/4$  の  $0.7 \mu\text{gC}$  (Omori and Ikeda 1984) である。餌密度  $50 \text{ Artemia l}^{-1}$  の条件下で飼育した幼生の瞬間成長速度 ( $g=0.2$ ) はアカルシアを餌とした場合の餌密度、 $4-5 \text{ Acartia l}^{-1}$  における瞬間成長速度に相当する。これらの餌密度を炭素量に変換すると、アルテミアの方が 1 l 当たりの炭素量は高い。餌の違いによる成長速度の差は両餌生物の栄養量の違い以外にも要因がある (例えば捕食のしやすさ等)。アルテミアノープリウス幼生は簡単に入手できることから、餌としての利用価値は非常に高い。悪天候などでアカルシアの採集が困難な場合に、カブトクラゲの餌としてアルテミアを代用するに当たっては、アルテミアの密度をアカルシアとの炭素量の差によって調整するのではなく、成長速度の差から調整 (アカルシアの 10 倍程度の密度) する必要がある。

### 成長にともなう形態の変化

カブトクラゲの幼生では袖状突起の形成が全長 6 mm で始まるのに対して、同属の *Bolinopsis infundibulum* の袖状突起の形成は全長約 1 mm に達した時点で始まり、全長約 6 mm において成体とほぼ同じ形態となる (Schulze-Röbbecke 1984)。 *Mnemiopsis mccradyi* の幼生は全長 5-6 mm において袖状突起の形成が始まり、全長 14-15 mm でほぼ成体と同じ形態となる (Reeve and Walter 1978)。変態の時期を全長で比較すると、カブトクラゲは *B. infundibulum* よりも非常に遅く、*M. mccradyi* とほぼ同じである。 *Bolinopsis infundibulum* は北方域に出現するのに対して (Mayer 1912)、カブトクラゲや *M. mccradyi* は温帯域に出現する (Mayer 1912, Komai 1915)。形態の変化が起こる全長の違いは、属間の差ではなく、生息域の違いによって生じる可能性があ

る。

### 瞬間成長速度

餌密度 10–100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における幼生および変態個体の瞬間成長速度の平均値は、それぞれ 0.49 (± 0.071 SD) および 0.43 (± 0.071 SD) あり、両瞬間成長速度の間に有意な差は無かった (*t*-検定、*P*>0.05)。全長 15–18 mm の変態個体は成体となる前であり、同化エネルギーの 90 %を成長に使うことから(次節参照)、幼生と同じ瞬間成長速度を示したと考えられる。

変態個体は基礎代謝を賄うために 6 *Acartia* l<sup>-1</sup> の餌密度を必要とすることから(第 5 章)、餌密度 6 *Acartia* l<sup>-1</sup> における変態個体の瞬間成長速度は 0 であると考えられる。従って、幼生は変態個体よりも低い餌密度で成長できる。同様の傾向は他のクシクラゲについても報告されており、*M. mCCRadyi* の変態個体は基礎代謝を賄うために 10 *Acartia* l<sup>-1</sup> の餌密度を必要とするのに対し (Kremer *et al.* 1986b)、幼生では約 2 *Acartia* l<sup>-1</sup> の餌密度で成長エネルギーまで賄うことができる (Reeve *et al.* 1978)。カブトクラゲ幼生の単位湿重量当たりの濾水速度は、餌密度 5 *Acartia* l<sup>-1</sup> では変態個体の 4 倍以上であり(第 4 章)、*M. mCCRadyi* 幼生の餌密度 100 copepods l<sup>-1</sup> における濾水速度は変態個体のおよそ 5 倍であることから (Kremer and Reeve 1989)、代謝や成長を賄うに必要とする餌密度の違いは、主に濾水速度の差によって生じていると考えられる。クシクラゲ類の大量発生時には動物プランクトンの現存量が減少することが知られているが(第 3 章, Deason and Smayda 1982a)、カブトクラゲや *M. mCCRadyi* の幼生は低い餌密度における高い摂餌能力によって、個体群密度が増大していく中で成長を維持していることが示唆される。

東京湾におけるアカルシアサイズのカイアシ類の密度は周年 10–60 *Acartia* l<sup>-1</sup> (穴久保・村野 1991) であることから、東京湾における全長 7–9 mm の幼生の

瞬間成長速度は水温 21℃において約 0.5 と推定される。これは 1 日当たり 65 % の湿重量増加率に相当する。カブトラゲとはほぼ同時期に東京湾に大量に出現するミズクラゲの瞬間成長速度は 0.07 であり、1 日当たり 7 % の湿重量増加率に相当する (Omori *et al.* 1995)。ミズクラゲはカブトラゲと同様に動物プランクトンを多量に捕食することから (Omori *et al.* 1995)、両種は競合関係にある。カブトラゲはミズクラゲよりも早く成長することによって、夏期から秋期の東京湾において個体群を維持していると考えられる。東京湾におけるカブトラゲとミズクラゲとの関係については第 8 章で詳しく述べる。

幼生の瞬間成長速度と水温との関係式をそれぞれ  $Q_{10}$  値に換算すると 17–21℃では 5.9、21–27℃では 1.4 に相当する。水温 17–21℃におけるカブトラゲの成長速度は、水温 21–27℃の成長と比較して水温に大きく依存することが明らかとなった。カブトラゲの個体群密度は水温 18℃以上から増加することから (第 3 章)、水温 18℃はカブトラゲの代謝が活性化する水温である。

### 成長曲線

成長速度の測定を行った水温 24℃に相当する夏期から秋期の東京湾には、全長 60 mm 前後のカブトラゲが出現する。水温 17℃に相当する冬期には全長 100 mm 以上のカブトラゲが観察されることから、算出された成長式は天然海域における成長を良く表していると判断される。

### 総成長効率

体に取り込まれたエネルギーは一般に成長の他、呼吸と産卵に使われる。カブトラゲの総成長効率と餌密度との関係について、実験の対象としたカブトラゲ (全長 15–18 mm) は成体となる前の個体である (次項参照)。従って、同化されたエネルギーはおもに呼吸と成長に使われる。水温 21℃において呼吸によっ



て失われる炭素量は摂餌量の 5 % (=呼吸率) であることから (表 7-1)、餌密度 50–100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における消化効率 (総成長効率+呼吸率) は図 7-6 より約 50 %であり、これは誤差はあるものの、直接求めた値 (44 %, 第 4 章) とよく一致する。

### 純成長効率と体サイズとの関係

カブトクラゲの呼吸速度による炭素消費率は体サイズに関わらず一定である (第 5 章)。カブトクラゲの摂餌および呼吸速度の水温に対する  $Q_{10}$  値はそれぞれ 1.8 (Kasuya *et al.* 1994) および 2.0 (第 5 章) であり、大きな差は無いことから、捕食によって得られるエネルギー量と呼吸によって失われるエネルギー量との割合は水温によってそれほど変化しない。全長 20 mm はカブトクラゲが産卵を開始する体サイズであることから (次項参照)、水温 24 および 27°C におけるカブトクラゲの成長にともなう純成長効率の低下は、同化エネルギーがより多く産卵に使われたためであると考えられる。また代謝が低下する低水温時には産卵へのエネルギーを控えることによって成長速度を維持していることが示唆される。

## 2 カブトクラゲの産卵

### 材料と方法

#### カブトクラゲの産卵速度

カブトクラゲの産卵速度の測定は成長実験と並行して行った。カブトクラゲの採集方法は第 2 章と同様である。産卵速度の計測は全長 17 mm 以上の変態個体を用いて、採捕後直ちに行った。実験容器としては容積 1 l および 2 l の腰高シャーレを用いた。Whatman GF/C フィルターで濾過した海水を一定量入れた実

表 7-1 水温 21 °C におけるカブトクラゲの総成長効率。

Food concentration ( <i>Acartia</i> l <sup>-1</sup> )	Days	Total length (mm)	Body carbon ( $\mu\text{g C}$ )	Ingestion rate ( $\mu\text{g C day}^{-1}$ )	Respiration rate ( $\mu\text{g C day}^{-1}$ )	Respiration / Ingestion	K <sub>1</sub>
100	1	18	606	581	29	0.05	0.33
	2	20.5	822	737	39	—	—
	1	18	606	581	29	0.05	0.63
	2	23	1076	909	52	—	—
50	1	15	396	351	19	0.05	0.34
	2	17	531	442	25	0.06	0.47
	1	15	396	351	19	0.05	0.50
	2	18	606	490	29	0.06	0.46
20	3	21	870	649	42	0.06	—
	1	15	396	219	19	0.09	0.80
	2	18	606	305	29	0.10	0.50
	3	20	776	369	37	0.10	—
10	1	17	531	275	25	0.09	0.52
	2	19	688	336	33	0.10	—
	1	15	396	133	19	0.14	0.90
	2	17	531	167	25	0.15	0.85
	3	19	688	205	33	0.16	—
	1	15	396	133	19	0.14	1.32
	2	18	606	186	29	0.16	0.42
	3	19	688	205	33	0.16	—

験容器中にカブトクラゲを 1 個体ずつ入れ、恒温槽内に 24 時間静置した。明暗周期は 12L:12D である。実験終了後、カブトクラゲを取り除き、容器中の海水をよく攪拌した後、メスシリンダーによって 200 ml を採水した。200 ml 中の卵数を実体顕微鏡下で計数し、総卵数を推定した。採水する際、海水中の卵数の低下による測定誤差を減らすため、実験容器に満たした海水の量は全長 30 mm 以下のカブトクラゲでは 0.5 l、全長 30–60 mm および 60 mm 以上の個体についてはそれぞれ 1.0, 1.5 l とした。カブトクラゲは雌雄同体で自家受精を行うため、サンプルの中には孵化した幼生が多数観察されたが、幼生の数はすべて卵数に含めた。

#### カブトクラゲの卵の元素測定

卵の元素含有量を測定するため、一部の卵を Whatman GF/F 濾過海水を満たしたシャーレの中にピペットを用いて移し、さらに濾過海水を満たした他のシャーレに移すことによって卵を洗浄した。予め 400℃で 3 時間焼いた Whatman GF/C フィルター上にシャーレ中の卵をピペットを用いて移し、緩やかに吸引することによって水を除いた。実体顕微鏡下でフィルター上の卵数を計数した後、90℃で 48 時間乾燥させ、CHN コーダー（ヤナコ、MT-3 型）を用いて元素含有量を測定した。測定用のサンプルとして 4 通りの卵数（15, 19, 39, 52 個）を載せたフィルターを作成した。

### 結果

#### 卵の元素含有量

カブトクラゲの卵数と測定された炭素および窒素量との関係を回帰直線にそれぞれ当てはめた結果、直線の傾きを表す係数は炭素では 0.57 ( $\pm 0.05$  SE)、窒

素では  $0.15 (\pm 0.02 \text{ SE})$  となった (図 7-8)。

#### カブトクラゲの体サイズと産卵速度との関係

1994 年 8 月に坂田地先で採集されたカブトクラゲの体サイズと産卵速度との関係を図 7-9 に示す。産卵を行ったカブトクラゲの最小サイズは全長 22 mm であった。産卵速度はカブトクラゲの湿重量にほぼ正比例し、湿重量 43 g (全長 65 mm) の個体の産卵速度は 1 日当たり約 2600 個であった。

#### 産卵速度の季節変化

カブトクラゲの単位湿重量当たりの産卵速度の季節変化を図 7-10 に示す。産卵速度は個体間に差があるものの、1995 年 8 月を除いて 7–10 月上旬に高い値を示した。カブトクラゲの単位湿重量当たりの産卵速度の平均値は 7–10 月においておよそ  $24-70 \text{ eggs gWW}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であり、10 月中旬以降約  $10 \text{ eggs gWW}^{-1} \text{ day}^{-1}$  に低下し、1 月における単位湿重量当たりの産卵速度は夏期の  $1/4$  以下となった。カブトクラゲは 12 月および 1 月の時点で産卵していることが確認された。

1995 年 7, 8, 10 月におけるデータを基にして、カブトクラゲの産卵個体の出現率を体サイズ別に求めた (表 7-2)。全長 50 mm 以上のカブトクラゲは、各月ともほぼ全ての個体が 24 時間以内に産卵した。全長 30–50 mm のカブトクラゲの産卵個体は、7 月には 7 個体中 2 個体であるのに対し、8, 10 月では全ての個体が産卵した。

単位湿重量当たりの産卵速度 ( $P/\text{WW}$ ,  $\text{eggs gWW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ) と水温 ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) との関係を全長 60–68 mm の個体を対象として求めた (図 7-11)。両者の関係は回帰式;

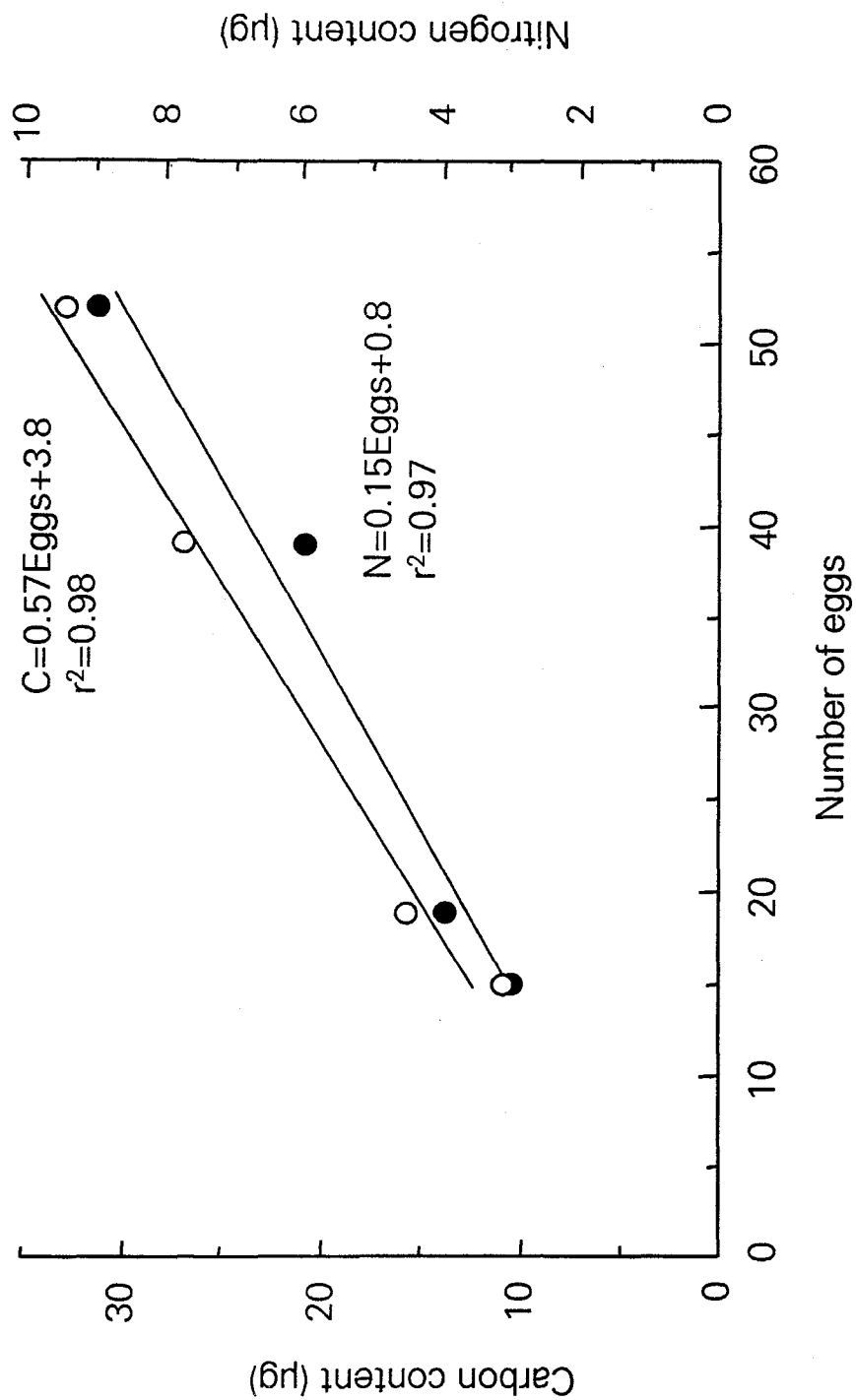


図 7-8 カブトクワゲの卵数と炭素 (○) および窒素 (●) 含有量との関係。実線は回帰直線を表す。

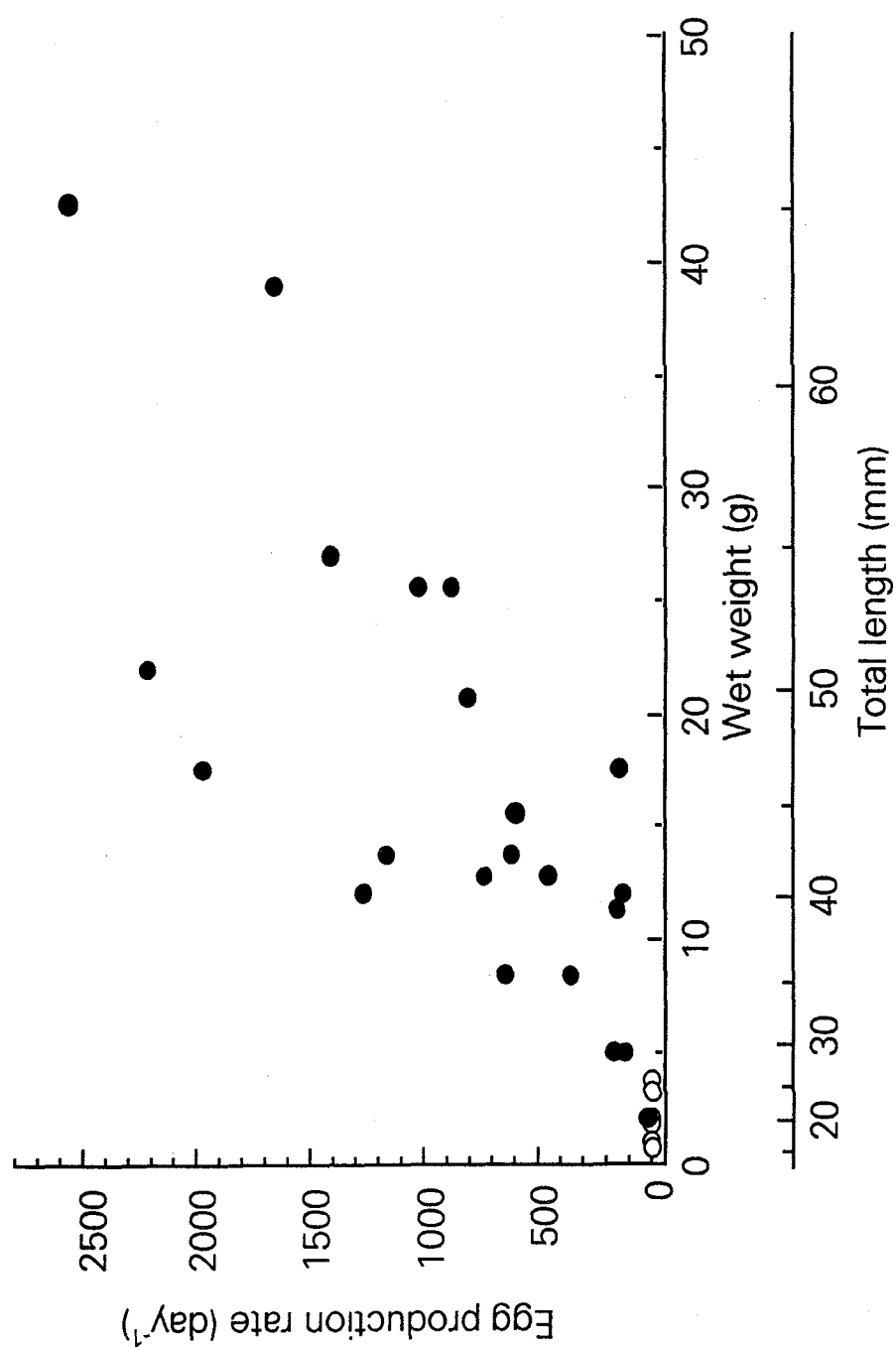




表 7-2 1994 年坂田地先におけるカブトクラゲの  
体サイズ別産卵個体出現率 (産卵個体数／総個  
体数)。

Total length (mm)	July	August	October
TL<30	0/2	1/8	—
30≤TL<50	2/7	14/14	5/5
50≤TL	9/10	7/7	2/2



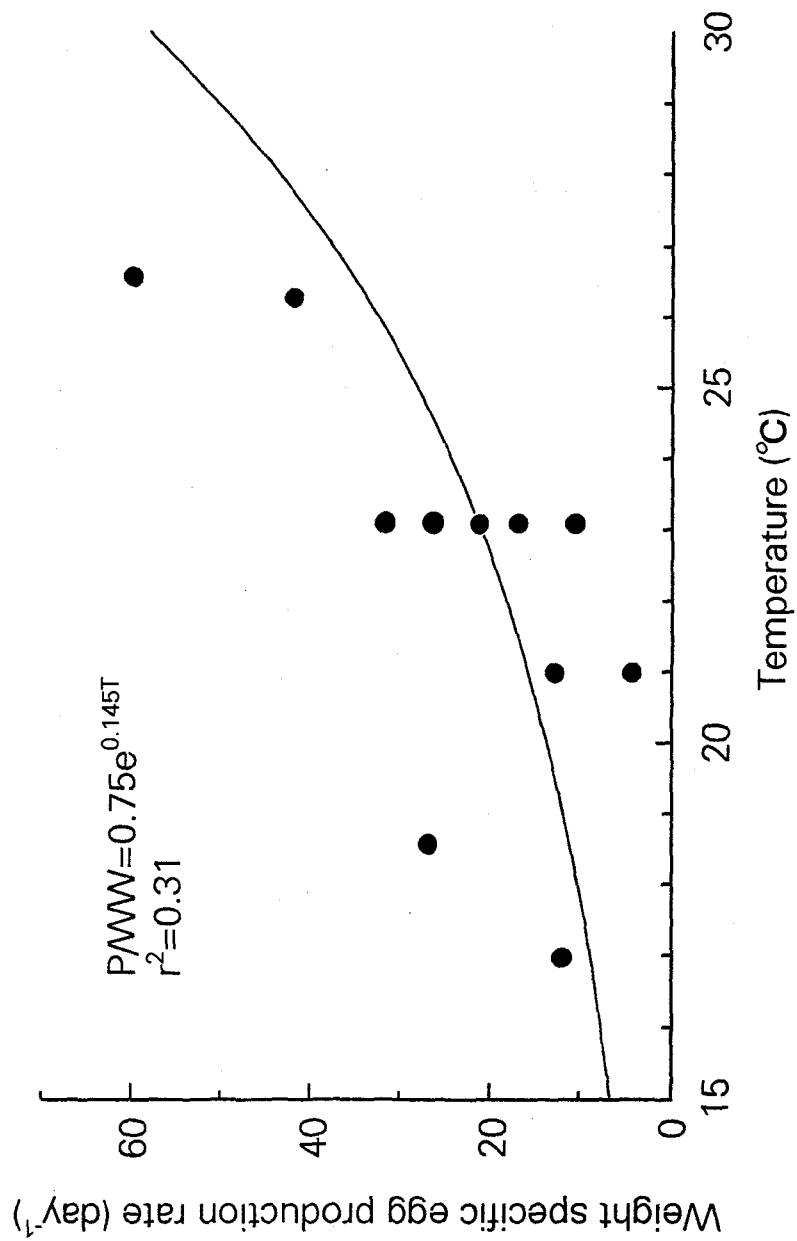


図 7-11 カブトラゲの単位湿重量当たりの産卵速度と水温との関係。全長 60 mm 以上の個体を対象とした。実線は回帰曲線を表す。

$$P/WW=0.75 e^{0.145T}$$

$$(r^2=0.31, N=11)$$

によって表された。

## 考察

### 2-1 カブトクラゲの産卵特性

#### 卵の元素含有量

回帰直線の傾きは卵 1 個当たりの元素量を表すと考えられることから、カブトクラゲの卵 1 個当たりの炭素および窒素含有量はそれぞれ 0.57  $\mu\text{gC}$  および 0.15  $\mu\text{gN}$  と推定される。*Mnemiopsis mccradyi* の卵 1 個当たりの炭素量は約 0.1  $\mu\text{gC}$  であることから (Reeve *et al.* 1989)、カブトクラゲの卵の炭素量は非常に高い。

回帰直線の傾きから計算したカブトクラゲの卵の炭素と窒素の元素比 (C/N 比) は 3.9 であり、カブトクラゲの成体の C/N 比である 4.0 (第 2 章) とほぼ同じ値となった。一般に C/N 比が約 3 である場合は、構成成分は主にタンパク質であることから (Omori and Ikeda 1984)、カブトクラゲの卵は主にタンパク質によって構成されていると考えられる。

幼生期のカブトクラゲの C/N 比は変態個体と比較して非常に高く、主な構成成分は脂質であることから (第 2 章)、カブトクラゲの卵は脂質に富み、C/N 比は高くなることが予想された。孵化した幼生が直ちに餌を捕ることができない場合、体に脂質が多く含まれていれば、代謝によるタンパク質の減少を防ぐことができる (Mayzaud 1976)。産卵実験では、実験ビン中に触手を広げている幼生が観察されることから、幼生は孵化後直ちに摂餌を行うことが示唆される。カブトクラゲは孵化直後の代謝基質として脂質を貯える必要が無く、幼生期の個体に含まれる脂質は、孵化後の摂餌によって得られたと考えられる。

### カブトクラゲの産卵

カブトクラゲの単位湿重量当たりの産卵速度は個体間で差が見られた。クシクラゲの産卵速度は餌密度に強く依存することから (Kremer 1975, Reeve *et al.* 1989)、個体間の産卵速度の差は採集時のカブトクラゲの栄養状態を反映していることが示唆される。1995 年 8 月における産卵実験では非常に高密度の個体群の中から採集したカブトクラゲを用いた。クシクラゲの個体群密度と餌となる動物プランクトン密度との間には反比例の関係が成り立つことから (第 3 章, Deason and Smayda 1982a)、産卵速度の急激な低下はカブトクラゲの個体群密度の増加にともなう餌の不足によって起きたと考えられる。

冬期におけるカブトクラゲの産卵は本研究によって明らかとなった。北方性の *B. infundibulum* は夏の間 (Falkenhaus 1996)、*P. pileus* については 5–9 月に産卵を行っている (van der Veer and Sadée 1984)。産卵期間を限定する要因として水温の影響が挙げられる。カブトクラゲと同じ温帯域に分布する *M. leidyi* は水温が 10℃以下では産卵を停止する (Kremer and Nixon 1976)。一方、東京湾の冬期の水温は 9℃前後まで低下することから、カブトクラゲの産卵は特異的である。

### カブトクラゲの産卵周期

カブトクラゲの産卵個体の出現率と体サイズとの関係から本種の産卵周期を推定した。全長 50 mm 以上のカブトクラゲは確率的に考えて、実験期間中毎日産卵し、全長 30–50 mm のカブトクラゲは数日おきから毎日産卵していると考えられる。Baker and Reeve (1974) は *M. maccradyi* の室内飼育から全長 40 mm 前後の個体は 1–3 日おきに、全長 50 mm 以上の個体は毎日産卵したことを確認している。毎日行われる産卵は *Pleurobrachia bachei* についても報告されており (Hirota 1972)、カブトクラゲの産卵周期に関する推測と符合する。

1996 年 1 月における産卵実験では、全長 57, 65, 73, 74 mm のカブトクラゲ、4 個体中、全長 57 および 73 mm の 2 個体が 24 時間以内に産卵した。カブトクラゲの冬期における産卵周期は高水温期と比べて長くなると考えられる。

カブトクラゲの単位湿重量当たりの産卵速度と水温との関係を  $Q_{10}$  値に換算すると 4.3 に相当する。この値は摂餌および呼吸速度の  $Q_{10}$  値 1.8 (Kasuya *et al.* 1994) および 2.0 (第 5 章) に比べて高く、カブトクラゲの産卵速度は摂餌や代謝と比較して水温に大きく依存することが示唆される。

### 産卵速度と体サイズとの関係

産卵を行ったカブトクラゲの最小サイズは全長 22 mm であることから、カブトクラゲは全長 20 mm ほどで成体となる。図 7-5 の成長曲線から全長 20 mm に達するまでの時間は水温 24℃において約 13 日と推定される。この値は *M. mccradyi* の 13 日 (Baker and Reeve 1974) と等しい。水温 17℃では成体となるまでの時間は大幅に延び、約 1 ヶ月を要する。水温の低下による成体となるまでに要する時間の延長は、産卵速度の低下と共に、晩秋におけるカブトクラゲの個体群密度の低下の一因であることが示唆される。

天然海域におけるカブトクラゲの成長速度が水温 24℃、餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における成長速度に等しく、全長 30 mm 以上の個体は毎日産卵すると仮定して、成長速度および単位湿重量当たりの産卵速度から、カブトクラゲ 1 個体当たりの産卵数を算出した。その結果、カブトクラゲは孵化後 30 日の間に水温 24℃では約 8,300 個、水温 26℃では約 11,000 個を放卵すると推定された。飼育実験から得られた *M. mccradyi* の 23 日間の放卵数は水温 26℃において約 5,600 - 12,000 個 (Baker and Reeve 1974) であり、カブトクラゲの放卵数は *M. mccradyi* の放卵数とほぼ一致した。

## 2-2 東京湾におけるカブトクラゲの大量発生機構

産出された卵はすべて成長すると仮定して、成長速度および産卵速度の結果からカブトクラゲの個体群成長を計算した。ここで、カブトクラゲの産卵は全長 30 mm 以上の個体が毎日行くと仮定し、卵の孵化時間は 24 時間とする (第 8 章)。

これらの仮定のもとに計算した 1 個の卵から始まる個体群は、30 日間で水温 17℃では全く増加しないのに対して、水温 24℃ではおよそ 8,000 個体、卵まで含めれば 35,000 個体に増大すると推定される。カブトクラゲが夏から秋にかけて大量発生する理由は、成長速度の上昇および単位湿重量当たりの産卵数の増加によって個体群成長が高まるためであると考えられる。

## 2-3 カブトクラゲのエネルギー収支

カブトクラゲが同化したエネルギーを成長、代謝および産卵にどの程度配分しているのかを明らかにするために、カブトクラゲの成長および産卵に関して得られた知見を基にしてエネルギー収支の計算を行った。カブトクラゲの同化エネルギー量は次式によって定義される (Omori and Ikeda 1984)。

$$A_t = (C_{t+1} - C_t) + \frac{M_t + M_{t+1}}{2} + \frac{R_t + R_{t+1}}{2}$$

ここで  $A_t$  は時間  $t$  におけるカブトクラゲの同化エネルギー量。 $C_t$ ,  $C_{t+1}$ ,  $M_t$ ,  $M_{t+1}$  および  $R_t$ ,  $R_{t+1}$  は時間  $t$  およびその 1 日後のカブトクラゲの体含有炭素量、呼吸に使われる炭素量、産卵速度をそれぞれ表す。 $C$  は水温 24℃、餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> における成長曲線 (図 7-5) を用い、全長から換算した (第 2 章)。 $M$  および  $R$

にはそれぞれ第 5 章における図 5-1, 5-3 および図 7-9, 7-11 に示した関係式を用いた。R は全長 20 mm 以上の個体から当てはめた。

水温 24°C、餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> におけるカブトクラゲのエネルギー収支を図 7-12 に示す。全長 20 mm 以下の個体では同化エネルギーの約 90 %は成長に使われる。成長にともない産卵に使われる割合が高くなり、全長 30 mm の個体では成長に 70 %、産卵に 10 %、呼吸に 20 %のエネルギーが配分される。全長 50 mm の個体では成長に利用されるエネルギーは約 20 %に低下し、産卵および呼吸にそれぞれ約 40 %のエネルギーが配分される。*Pleurobrachia bachei* の成体のエネルギー収支は摂餌量の 60 %が成長、8 %および 21 %が産卵と呼吸にそれぞれ利用される (Hirota 1972)。これらは同化エネルギーに換算して、それぞれ 67 %、8 %、24 %に相当する。*Mnemiopsis mccradyi* は餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> において、小型の個体 (体炭素量 0.1 mgC、全長約 16 mm) は同化エネルギーの 80 %、大型の個体 (体炭素量 10 mgC、全長約 56 mm) では 40 %を成長に配分する (Kremer and Reeve 1989)。クシクラゲ類のエネルギー収支は種間で異なることが示唆される。カブトクラゲの小型の個体は成長に、大型の個体は産卵に多くのエネルギーを配分することによって、天然海域における個体群の急激な成長を可能にしていると考えられる。

### 3 東京湾におけるカブトクラゲの生活史

#### 材料と方法

本研究で得られたカブトクラゲの成長曲線、瞬間成長速度と水温との関係式およびカブトクラゲの全長組成図を基に各全長階級群のカブトクラゲが生まれた時期を推定し、冬期の東京湾におけるカブトクラゲの生態について推定した。

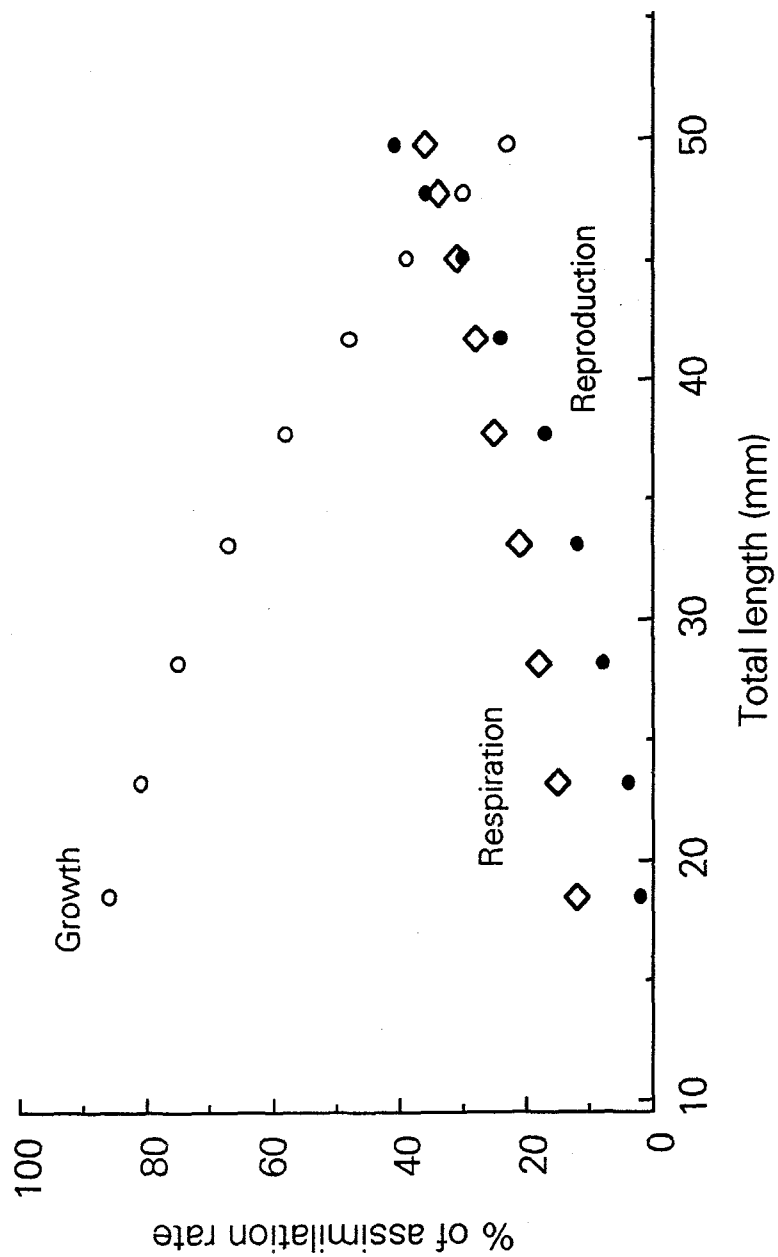


図 7-12 水温 24 °C、餌密度 100 *Acartia l-1* におけるカブトクラゲのエネルギー収支。  
○は成長、◇は呼吸、●は産卵をそれぞれ表す。

東京湾の各月の水温は CTD による観測データから表 7-3 に示す値に設定し、カブトクラゲの卵は 24 時間で孵化すると仮定した。冬期の東京湾には全長 100 mm 以上の個体が観察されることから、水温 17℃における成長式を用いた。カブトクラゲの成長速度に対する水温の影響は、カブトクラゲがある体サイズに達するまでに要する時間の変化として考えることができる。そこで、瞬間成長速度と水温との関係式 (図 7-4) から、水温の補正係数;  $e^{0.178(T-17)}$  を成長式における時間を表す係数、すなわち  $t$  に掛けることによって、次に示すカブトクラゲの成長曲線と水温との関係式を作成した。

$$TL_t = \frac{132.2}{1 + e^{5.80 - 0.134t} e^{0.178(T-17)}}$$

ここで  $TL_t$  は孵化後  $t$  日目の全長 (mm)、 $T$  は水温 (℃) をそれぞれ表す。カブトクラゲの全長組成図の作成には 1991 年 5 月 11 日に東京湾内湾でプランクトンネットの水平曳によって採集された個体群のデータを用いた (第 3 章)。

## 結果と考察

1-5 月までの各月を上、中、下旬に分けて、各時期に発生したカブトクラゲの成長過程を成長曲線と水温との関係式から推定した (表 7-4)。1991 年 5 月 11 日の東京湾には全長 15-85 mm の範囲のカブトクラゲが出現した (図 7-13)。5 月中旬の東京湾で採集された全長 65 mm 以上の個体群は 1-2 月にかけて発生したものと考えられる。従って、この時期のカブトクラゲの寿命はおよそ 5 ヶ月であると示唆される。全長 35-65 mm の個体群の発生時期は 2-3 月、全長 15-35 mm の個体群については 3-4 月である。カブトクラゲは 1 月の時点でも産卵を行っていることを前節で明らかにした。この結果から、東京湾におけるカブトクラゲ



表 7-3 1－5 月における東京湾の水  
温。データは魚 (1994) より引用した。

Month	Temperature (°C)
Jan	10
Feb	10
Mar	12
Apr	14
May	17

表 7-4 成長曲線から推定した東京湾におけるカブトクラゲの成長速度。

Jan. Early	Feb.			Mar.			Apr.			May			
	Middle	Late	Early	Middle	Late	Early	Middle	Late	Early	Middle	Late	Early	Middle
Egg	0.6	0.9	1.2	1.8	2.7	3.9	11.7	23.0	36.0	51.0	63.0	73.0	80.0
	Egg	0.6	0.9	1.2	1.8	2.7	5.6	18.0	29.0	43.0	57.0	69.0	77.0
		Egg	0.6	0.9	1.2	1.8	3.1	6.9	19.0	33.0	48.0	61.0	73.0
			Egg	0.6	0.9	1.2	2.0	3.5	8.8	23.0	37.0	52.0	66.0
				Egg	0.6	0.9	1.5	2.5	4.7	17.0	30.0	45.0	61.0
					Egg	0.6	1.0	1.6	2.8	7.5	22.0	36.0	54.0
						Egg	0.7	1.2	2.0	4.0	14.1	26.0	43.0
							Egg	0.7	1.2	2.6	5.9	19.0	35.0
								Egg	0.7	1.6	3.5	10.0	27.0
									Egg	0.9	1.9	4.0	16.0
										Egg	0.9	1.9	6.4
											Egg	0.9	3.3
												Egg	1.5
													Egg

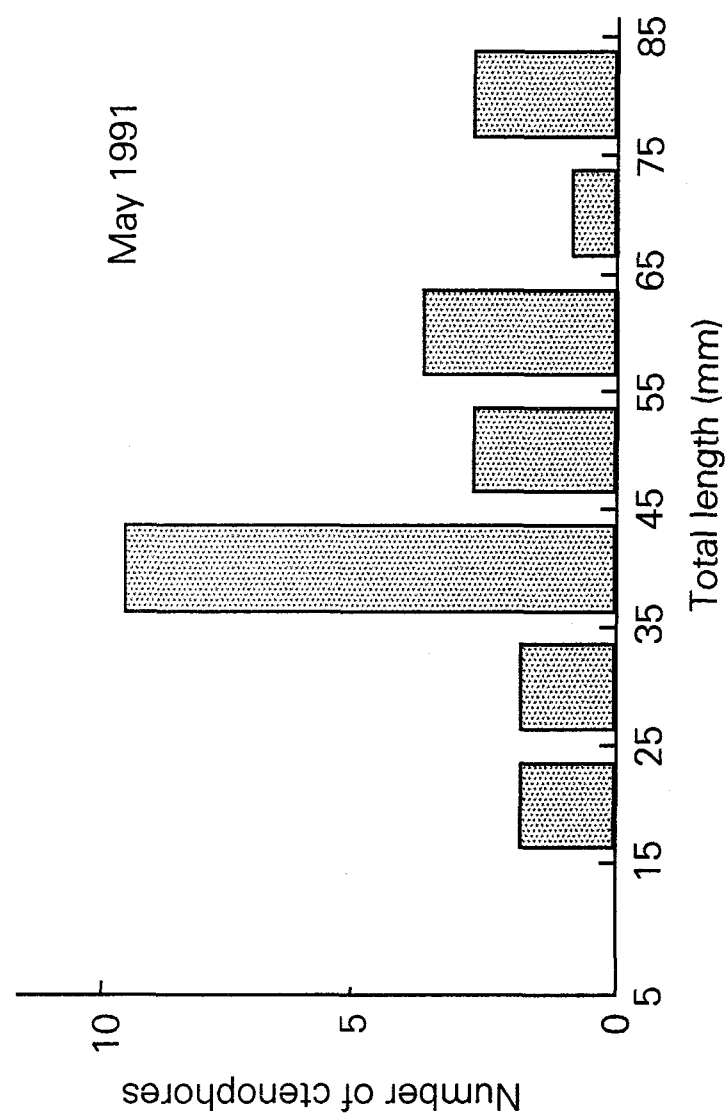


図 7-13 1991 年 5 月に東京湾に出現したカブトクラゲの全長組成図。  
階級は  $\leq TL <$  である。

は周年産卵していることが明らかとなった。

ナラガンセット湾における *M. leidyi* は水温 10℃以下で産卵を停止して、冬期に生き残った個体が夏の大量発生の基となる (Kremer 1975)。東京湾におけるカブトクラゲは産卵周期は長く、産卵数は低下するものの、再生産によって最低限に維持された個体群が夏期における大量発生 of 基になることが明らかとなった。

## 第 8 章 カブトラゲの個体群成長のシミュレーション

はじめに

クシクラゲ類の個体群密度は急激に増減することが良く知られており、その要因をモデル解析によって明らかにする試みは従来から行われている (Kremer 1975, Volovik *et al.* 1995)。Kremer (1975) はナラガンセット湾に出現する *Mnemiopsis leidyi* について、パラメータとして摂餌、代謝速度、成体となるまでの時間および産卵速度を用い、幼生の生残率や移流による個体数の流失を含めて個体群成長モデルを作成した。このシミュレーションによってナラガンセット湾における *M. leidyi* は越冬して生き残った個体群が夏期の大量発生の基となることを示した。また、Volovik *et al.* (1995) は Kremer (1975) と同様の方法でアゾフ海における *Mnemiopsis* sp. の個体群の変動を計算し、潮流による黒海からの個体群の流入をシミュレーションによって再現した。個体群成長モデルのシミュレーションによる解析の利点は、成長や減耗に関する各パラメータを変えることにより、どのパラメータが個体群変動に大きく関わっているかを推定できることである。

本章では東京湾に出現するカブトラゲに関する個体群密度の季節変動 (第 3 章)、成長および産卵特性 (第 7 章) を基にして、東京湾内湾におけるカブトラゲの個体群成長モデルを作成した。カブトラゲを捕食するウリクラゲが大量に出現した 1990 年 7–10 月、およびウリクラゲが出現しなかった 1991 年 5–9 月におけるカブトラゲの個体群密度の変動をモデル解析し、ウリクラゲのカブトラゲに対する捕食圧を推定するとともに、東京湾内湾でカブトラゲと競合関係にあると考えられるミズクラゲとの関係について考察した。

## 1. 個体群成長のモデル化

### 1-1 方法

東京湾内湾におけるカブトクラゲの個体群成長モデルの概要を図 8-1 に示す。まず、カブトクラゲの成体によって放出された卵は、孵化した後、幼生の個体群に加入する。幼生は成長を続け、変態個体の個体群に加入する。さらに成長し、成体に達した時点で産卵を開始する。この流れを繰り返すことによりカブトクラゲの個体数は増加していく。各過程の数式化については次項で述べる。

#### 1-1-1 カブトクラゲの産卵

産卵速度は個体群成長モデルを構成する上で重要なパラメータの一つである。カブトクラゲは全長約 20 mm に達した時点で成体となり、7–10 月の期間では全長 30–50 mm 未満の個体は数日おきから毎日、全長 50 mm 以上の個体は毎日産卵する (第 7 章)。全長 30 mm 未満の個体は産卵数が少ない上に、産卵周期も長いことから (第 7 章)、この体サイズの個体による産卵は計算に含めなかった。全長 30–50 mm の個体については毎日産卵した場合、孵化後 30 日の間の総産卵数は水温 24℃で約 8,300 個である (第 7 章)。水温 24℃においてカブトクラゲが全長 30 mm から 50 mm に達するまでの日数は 4 日である。この体サイズの個体が 2 日および 3 日おきに産卵した場合の総産卵数は双方とも約 7,300 個であり、毎日産卵した時の総産卵数と大きな違いは生じない。以上のことから、シミュレーションでは全長 30 mm 以上の個体は毎日産卵すると仮定した。

産卵速度は餌密度および水温によって変動する (Kremer 1975, Reeve *et al.* 1989, 第 7 章)。カブトクラゲの産卵速度を数式化するために用いるカブトクラゲの湿重量と産卵速度との関係、および水温と産卵速度の関係式は、天然海域から採集した様々な栄養状態のカブトクラゲを用いて求められているため、平均化

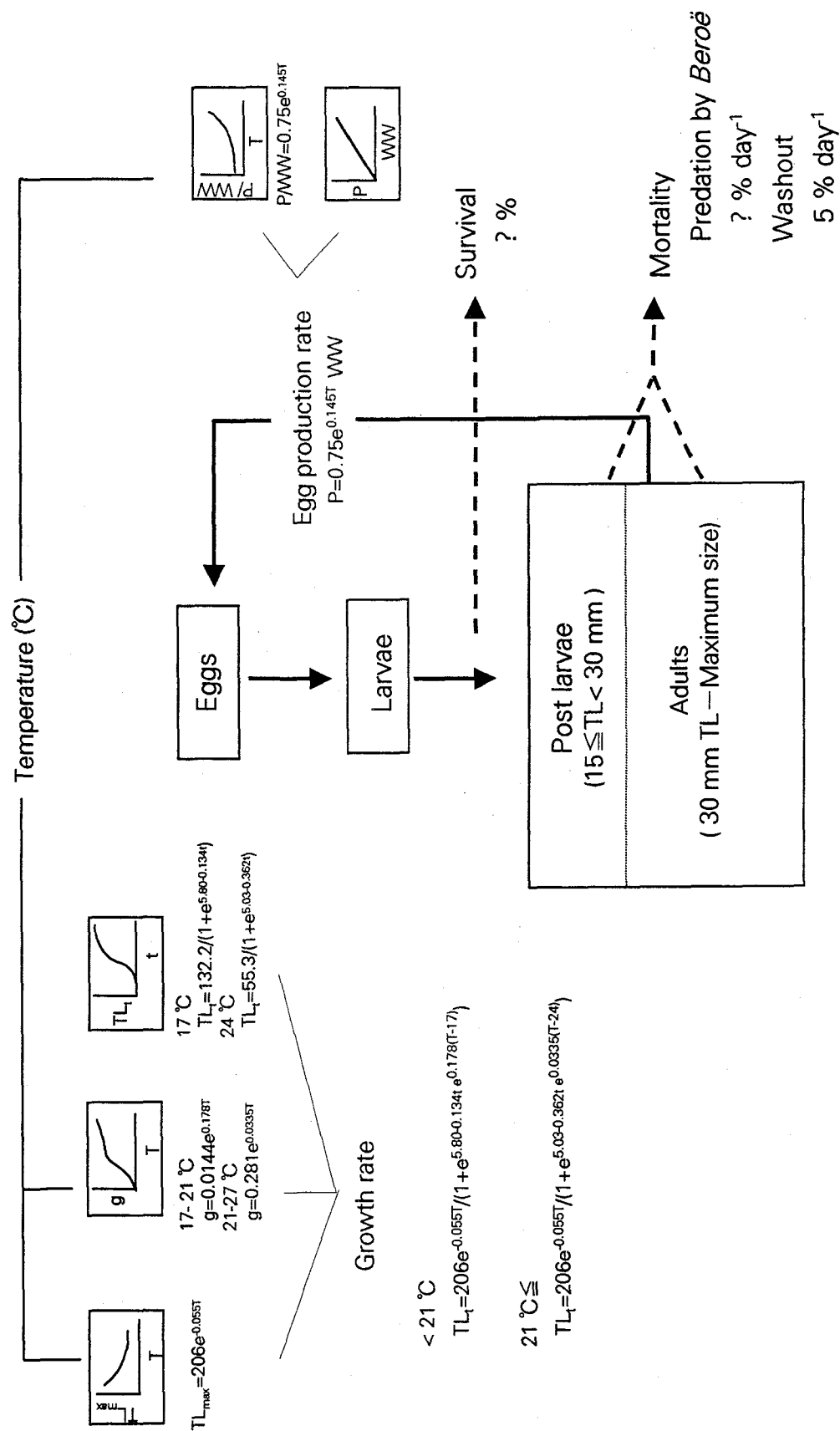


図 8-1 東京湾内湾におけるカブトクラゲの個体群成長モデルの模式図。

されていると考えられる (第 7 章)。シミュレーションによる解析では、様々な栄養状態の平均値としての産卵速度を用いることによって、産卵速度に対する餌密度の影響を取り込んだ。

### 1-1-2 カブトクラゲの成長

#### 卵の孵化時間

孵化時間については *M. leidyi* の卵は夏期の水温条件下ではおよそ 24 時間で孵化する (Kremer 1975)。カブトクラゲに関しては、第 7 章のカブトクラゲの産卵実験において、水温 21℃以上の設定水温ではカブトクラゲの卵は 24 時間以内に孵化した。水温 17℃では孵化までの時間は 48 時間以内であった。孵化時間を 24 時間とした場合、水温 24℃における 1 個の卵から始まる個体群の成長は 30 日間で 3,5000 個体に増加する (第 7 章)。同じ水温条件で孵化時間を 48 時間にした場合では、カブトクラゲの個体群は 31 日間で 3,5000 個体に増加する。孵化時間の差はカブトクラゲの個体群の変動を 1 日遅らせるだけであり、長期に渡って個体群の変動をシミュレートする場合には、大きな影響を持たないと考えられる。本シミュレーションでは計算の簡略化のために、カブトクラゲの卵の孵化までの時間は、Kremer (1975) が *M. leidyi* に用いた 24 時間を適用する。また、その日に孵化した幼生の成長速度はすべて同じとする。

#### 成長速度

カブトクラゲの成長速度は産卵速度と共に個体群成長モデルの核となるパラメータである。瞬間成長速度と餌密度との関係には、餌密度 10–100 *Acartia* l<sup>-1</sup>の間では大きな違いが見られないこと (第 7 章、図 7-2)、また、東京湾におけるアカルシアサイズのカイアシ類の密度は 10–60 copepods l<sup>-1</sup>であることから (穴久保・村野 1991)、東京湾におけるカブトクラゲの成長速度は餌密度に関わらず一



定であるとした。

一方、変態個体は東京湾においては代謝を賄うために必要なエネルギーを、アカルシアサイズのカイアシ類の捕食のみで賄うことができる (第 5 章)。さらに、東京湾内湾には小型のカイアシ類である *Oithona davisae* も多数出現し (野村 1993)、カブトクラゲは *O. davisae* を捕食することから (第 3 章)、東京湾内湾ではカブトクラゲの成長は、大量発生時においても餌の制限を受けないと考えられる。以上のことから、カブトクラゲの個体の成長に関しては水温による変動のみを計算に取り入れた。

### 1-1-3 幼生の生残率および変態個体の死亡要因

#### 幼生の生残率

幼生期のクシクラゲは非常に脆弱で、カイアシ類との接触などで死亡する (Stanlaw *et al.* 1981)。また、他の生物の捕食や物理的な移流拡散によって内湾から外へ運ばれて失われる (Kremer 1975)。そこで、卵から孵化した幼生が成長し、変態個体の個体群に加入するまでに生き残る割合を幼生の生残率としてモデルに組み込んだ。

#### 変態個体の減耗

変態個体の死亡要因については、生物的なものとして幼生と同様にカイアシ類との接触による死亡が考えられる。しかし、幼生とは異なり、変態個体が損傷するのは非常に高密度のカイアシ類のパッチと遭遇した場合のみであり (第 2 章、Kasuya *et al.* 1994)、天然海域では希であるためモデルには組み入れなかった。

ウリクラゲはカブトクラゲを捕食することから (第 3 章)、ウリクラゲによる捕食はカブトクラゲの死亡要因の一つとなる。ウリクラゲの捕食は濾過摂餌ではないことから、大きな個体を捕獲して捕食すると考えられる。そこで、ウリクラゲは変態個

体のみを捕食すると仮定した。

Oviatt and Kremer (1977) はマナガツオ科の魚類 *Poronotus triacanthus* が *M. leidyi* を捕食することを報告している。東京湾には春から初夏にかけて、マナガツオの近縁種であり、クシクラゲを捕食すると考えられるイボダイ *Psenopsis anomala* が出現するが密度は低い (東京都環境保全局水質保全部 1985)。そこで、魚類によるカブトクラゲの捕食は計算には入れなかった。

物理的な減耗要因として、幼生と同様に移流による内湾から外湾への流失を考慮に入れた。東京湾内湾から外湾への移流に関する研究は魚 (1994) によって行われ、東京湾内湾央部では 1 日当たり植物プランクトンの現存量の約 5 %が移流によって失われると試算された。そこで、カブトクラゲの移流による個体群の流失率は 1 日当たり個体数の 5 %とした。Kremer (1975) はナラガンセット湾における *M. leidyi* の個体数の移流による流失は 1 日当たり 2 %としており、カブトクラゲの 5 %の流失率に問題はない。移流による流失率の個体群変動に及ぼす影響については、後に検討する。

移流による影響はカブトクラゲの個体群の内湾からの流失だけでなく、外湾から内湾への流入も考えられる。しかし、東京湾内湾におけるカブトクラゲの増加は外湾から流入の影響を受けないことから (第 3 章)、移流によるカブトクラゲの個体群の流入は計算には加えなかった。

その他に、悪天候によってカブトクラゲの体構造が破損し、死亡する可能性がある。しかし、*M. leidyi* は荒天時には低層近くに移動して体の破損を防ぐことが報告されているので (Mayer 1912, Miller 1974)、カブトクラゲについても同様に考えて死亡要因には含めなかった。

以上のことから、本研究では変態個体の個体群に関する 1 日当たりの減耗率とは、ウリクラゲによる 1 日当たりの捕食圧 (PI, %) と移流による流失率 (5 %) を合わせた値とする。Kremer (1975) では *Beroë ovata* による捕食と流失率を合

わせて死亡率としている。そこで、本研究では減耗率を死亡率 (MO, %) と同義として、以後死亡率を用いる。従って、 $MO=PI+5$  である。

### カブトクラゲの寿命

カブトクラゲの寿命は最大全長に達するまでの時間として考えることができる。最大全長に達するまでの時間は水温による成長速度の変化にともない変動し、総産卵数の違いとなって個体群成長に大きく関わってくる。そこで本研究では、カブトクラゲの最大全長と水温との関係を計算に取り入れた。

#### 1-1-4 水温

水温はカブトクラゲの成長および産卵速度に対して最も大きな影響を持つ。水温のデータは東京湾で毎月 1 回行っている観測において、CTD によって得られたものである。東京湾内湾の各月の水温はその月を通して等しいと仮定し、代表的な観測点である F6 の表面 (0 m) のデータを当てはめた (表 8-1)。

#### 1-1-5 個体群密度の実測値

##### 個体群密度の初期値

シミュレーションの初期値に用いる 1990 年 7 月 10 日および 1991 年 5 月 10 日に採集されたカブトクラゲの個体群密度と全長組成、および各月の個体群密度を表 8-1 に示す。全長 15 mm 未満の個体は 1990 年 7 月および 1991 年 5 月に実施した観測の水平曳では採集されず、幼生の個体群密度は非常に低かったと考えられる。従って、全長 15 mm 未満の個体群を初期値には含めなかった。

表 8-1 1990 年 7-11 月および 1991 年 5-8 月の東京湾におけるカブトクラゲの個体数、個体群密度、全長組成および各月の水温。シミュレーションの初期値に用いるカブトクラゲの個体数および全長組成は最初の月のみを示す。1990 年 10 月および 1991 年 9 月の観測では、カブトクラゲは水平曳でのみ採集されたため、個体群密度は水平曳で得られた個体数から算出し、観測点の数で割った。括弧内の数値は標準偏差を表す。

	Temperature (°C)	Number of stations	Density (inds. m <sup>-3</sup> )	Total length (mm)	Number of ctenophores
1990					
10 Jul	23.2	6	0.21 ( $\pm 0.50$ )	50	1
21 Aug	28.8	5	8.8 ( $\pm 11.4$ )		
10 Sep	26.1	6	0		
22 Oct	22.0	2	0.16		
17 Nov	18.6	6	4.8 ( $\pm 3.7$ )		
1991					
10 May	18.1	6	0.13 ( $\pm 0.33$ )	20, 25, 29, 32, 36, 36, 39, 39, 39, 41, 41, 41, 44, 44, 47, 50, 52, 55, 58, 58, 59, 70, 76, 77, 85	25
13 Jun	20.5	6	0.63 ( $\pm 1.53$ )		
9 Jul	22.9	6	0.21 ( $\pm 0.50$ )		
4 Aug	23.9	6	3.8 ( $\pm 1.9$ )		

## 個体群密度

シミュレーション結果と比較する東京湾におけるカブトクラゲの個体群密度および全長組成の実測値は、1990 年 7－11 月および 1991 年 5－8 月に東京湾内湾の 6 測点 (F1－F6、図 3-1) において、ノルパックネットの鉛直曳および水平曳によって得られたものである。ノルパックネットによる個体群密度の算出方法および水平曳による全長の計測方法は第 3 章と同様である。カブトクラゲの個体群密度の実測値には各測点の密度を平均した値を用いた。ノルパックネットによって得られた個体群密度は変態個体 (全長 15 mm 以上) を対象としていることから (第 3 章)、シミュレーションで求めるカブトクラゲの個体群密度は全長 15 mm 以上の個体群を対象とする。

### 1-2 各パラメータの数式化

#### カブトクラゲの最大全長と水温との関係

カブトクラゲは夏期の高水温時には冬期よりも最大個体の全長が小さい傾向がある (第 3 章)。そこで、東京湾におけるカブトクラゲの最大全長と水温との関係を求めた。両者の回帰式の作成には、1990 年 8 月から 1991 年 8 月、および 1992 年 5－9 月に東京湾の観測で行った水平曳によって得られた最大個体の全長と CTD によって測定した水温のデータを用いた。カブトクラゲを採集した観測点が明らかな場合はその観測点の水温を、いくつかの観測点のサンプルが合わさり、観測点を特定できない場合には観測点 F6 の水温を当てはめた。得られた回帰式を次に示す。

$$TL_{\max} = 66.6 e^{-0.0067T} \quad (r^2=0.03, N=11)$$

ここで  $TL_{\max}$  は最大全長を表す。

上式から推定されるカブトクラゲの最大全長は 66.6 mm である (図 8-2)。冬期の天然海域には全長 100 mm 以上のカブトクラゲが出現することから、関係式によって示されたカブトクラゲの最大全長は明らかに小さい。また全長 80 mm 以上のカブトクラゲが採集された月の最大全長の推定値は 60 mm 未満であることから、得られた回帰式が天然海域の最大全長と水温との関係を近似しているとは考えにくい。そこで低水温下では最大全長に近い個体は採集されなかったと考え、明らかに低い値を除外して再度回帰式を作成した結果、次式;

$$TL_{\max}=206 e^{-0.055T} \quad (r^2=0.78, N=7) \quad (8-1)$$

が得られた (図 8-2)。東京湾の冬期に相当する水温 10℃における最大全長は 119 mm と推定され、この式は天然海域におけるカブトクラゲの最大全長と水温との関係をよく表している。そこで、シミュレーション解析では上式を用いてカブトクラゲの最大全長を推定する。

### カブトクラゲの個体の成長

カブトクラゲの個体の成長速度と水温との関係は、餌密度 100 *Acartia* l<sup>-1</sup> におけるカブトクラゲの成長速度 (ロバートソンの式) を用いて数式化した (第 7 章、図 7-5)。カブトクラゲの成長は水温約 20℃を境に異なる特性を示すため (第 7 章)、天然海域における水温が 21℃未満の場合には水温 17℃における成長速度を、21℃以上の場合には 24℃のものを基準とした。

水温 (T) の補正係数 ( $\alpha$ ) は第 7 章、図 7-4 における幼生の瞬間成長速度と水温との関係式から求めた。すなわち、水温 21℃未満では

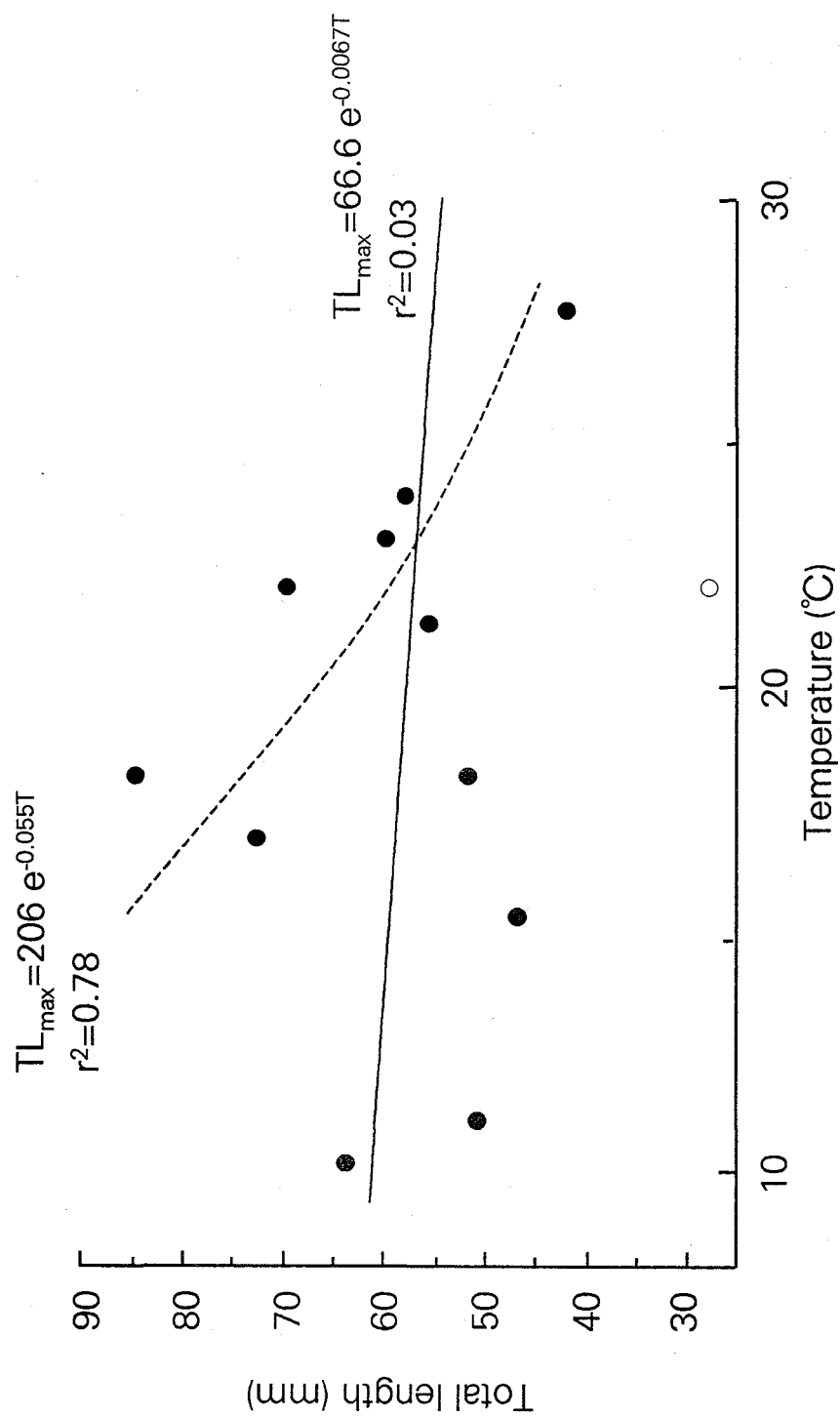


図 8-2 東京湾で採集された、各水温下におけるカブトクラゲの最大個体の全長と水温との関係 (詳細は本文参照)。白丸のデータは両回帰曲線を当てはめる際に除外した。実線および点線は回帰曲線を表す。点線で示す回帰曲線を当てはめる際、灰色で示すデータは除外した。

$$\alpha = e^{0.178(T-17)}$$

水温 21℃以上では

$$\alpha = e^{0.0335(T-24)}$$

である。瞬間成長速度の差は成長に要する時間に影響する。そこで、 $\alpha$  をロバー  
トソンの式の変数  $t$  に掛け、さらに最大全長 (8-1 式) を組み込むことによってカ  
ブトクラゲの成長と水温との関係式を作成した。得られた関係式を次に示す。

$$TL_t = \frac{206 e^{-0.055T}}{1 + e^{5.80 - 0.134t} e^{0.178(T-17)}} \quad (\text{水温 } 21^\circ\text{C 未満}) \quad (8-2)$$

$$TL_t = \frac{206 e^{-0.055T}}{1 + e^{5.03 - 0.362t} e^{0.0335(T-24)}} \quad (\text{水温 } 21^\circ\text{C 以上}) \quad (8-3)$$

ここで、 $t$  は卵として放出されてからの日数、 $TL_t$  は  $t$  日目における全長を表す。

### カブトクラゲの産卵速度

カブトクラゲの産卵速度は湿重量に比例することから (第 7 章)、単位湿重  
量当たりの産卵速度と水温 ( $T$ , °C) との関係から (第 7 章、図 7-11)、次式に  
よって表すことができる。

$$P = 0.75 e^{0.145T} WW \quad (\text{eggs ctenophore}^{-1} \text{ day}^{-1}) \quad (8-4)$$



ここで  $P$  はカブトクラゲの 1 日当たり産卵数、 $WW$  はカブトクラゲの湿重量 (g) を表す。カブトクラゲの湿重量は Kasuya *et al.* (1994) によって報告された全長 (TL, mm) との回帰式;  $WW=0.0005TL^{2.72}$  を用いて全長から求めた。

### ウリクラゲによる捕食圧

1990 年 7–11 月にかけて、ウリクラゲは 7 月には全く出現せず、8, 9 月に平均で 4.4 inds.  $m^{-3}$ 、10, 11 月にはそれぞれ 0.7 および 0.2 inds.  $m^{-3}$  の密度で出現した。7 月はウリクラゲの捕食圧を考慮に入れなくてもよいとため、死亡率は移流による流失のみ、すなわち 1 日当たり 5 %である。8, 9 月におけるウリクラゲのカブトクラゲに対する 1 日当たりの捕食圧を  $PI$  (%) とすれば、8, 9 月の個体群に関する 1 日当たりの死亡率は

$$MO=5+PI$$

10, 11 月にはそれぞれ

$$MO=5+PI/6$$

および

$$MO=5+PI/22$$

となる (小数点以下は四捨五入)。

1991 年 5–8 月にかけてはウリクラゲは全く出現しなかったため、ウリクラゲによる捕食は考慮せず、死亡率は移流による流失、すなわち 5 %である。

## 2. モデルの計算と解析

ここでは前節で作成した各パラメータを組み合わせて、カブトクラゲの個体群成長モデルを作成し、東京湾内湾におけるカブトクラゲの個体群変動のシミュ

レーションを行う。

カブトクラゲの個体群成長の基本的な計算法を表 8-2 に示す。初期値である個体群の全長 30 mm 以上の個体に産卵速度 (8-4 式) を掛け、合計した値を翌日の総卵数とする。成長速度と水温との関係式 (8-2, 8-3 式) から、カブトクラゲの孵化から  $t$  日後の推定全長を設定する。同日に発生した個体群は 1 日ごとにその個体数が次の推定全長に移る。幼生が変態する体サイズである全長 15 mm に達したとき、その個体数に生残率 (SV) を掛ける。変態個体の群には移流や捕食による 1 日当たりの死亡率 (MO) を考慮して、個体数 (N) に  $1-MO/100$  を掛ける。

全長 30 mm から最大全長 (8-3 式) までに含まれる個体群に産卵速度を掛け、合計した値をその日の総卵数とする。卵は翌日孵化し、上記の過程を繰り返すことによって、カブトクラゲの個体数の時間変動が求められる。カブトクラゲの個体群密度は全長 15 mm 以上の変態個体の数を合計し、(合計数)/(個体数の初期値) を個体群密度の初期値 ( $C_0$ ) に掛けることによって求めた。

シミュレーションによるカブトクラゲの個体数の変動に関する一例を図 8-3 に示す。カブトクラゲの個体数は、6 月中旬に増加した後すぐに減少した。これは初期値のカブトクラゲによって産卵された個体群が成長し、加入することによる個体数の増加、また初期値のカブトクラゲの死亡、それにより産卵数が低下した時に発生した群の加入をそれぞれ表している。

## 結果と考察

### 2-1 ウリクラゲによる捕食の影響が無い場合

#### カブトクラゲ幼生の生残率の推定

1991 年 5-8 月にはカブトクラゲを捕食するウリクラゲが出現しなかったため、

表 8-2 カブトクラゲの個体群密度のシミュレーション。カブトクラゲの個体群密度の初期値を  $C_0$  とし、カブトクラゲの変態および産卵の開始がそれぞれ孵化から 11 および 12 日後に起こる場合の計算例を示す。TL<sub>t</sub>, P<sub>t</sub> は孵化後 t 日目における全長および産卵速度をそれぞれ表す。N は個体数、SV, MO は幼生の生残率および変態個体の死亡率をそれぞれ表す。表中の破線より上は幼生、下は変態個体の群をそれぞれ表す。

TL (mm)	Days			n
	P	1	2	
egg		$N_{1,0}$	$N_{2,0}=P_{12} \times N_{1,12} + \dots + P_{n-1} \times N_{1,t-1} + P_n \times N_{1,t-2}$	$N_{n,0}=P_{12} \times N_{1,12} + \dots + P_{n-1} \times N_{1,t-1} + P_n \times N_{1,t-2}$
TL <sub>1</sub>		$N_{1,1}$	$N_{1,0}$	$N_{n-1,0}$
TL <sub>2</sub>		$N_{1,2}$	$N_{1,1}$	$N_{n-2,0}$
:		:	$N_{1,2}$	$N_{n-3,0}$
:		:	:	:
TL <sub>10</sub>		$N_{1,10}$	:	:
<hr/>				
TL <sub>11</sub>		$N_{1,11}$	$N_{2,11}=SV \times N_{1,10}$	$N_{n,11}=SV \times N_{n-1,10}$
TL <sub>12</sub>	P <sub>12</sub>	$N_{1,12}$	$N_{2,12}=(1-MO/100) \times N_{1,11}$	$N_{n,12}=(1-MO/100) \times N_{n-1,11}$
:	:	:	:	:
TL <sub>t-1</sub>	P <sub>t-1</sub>	$N_{1,t-1}$	$N_{2,t-1}=(1-MO/100) \times N_{1,t-2}$	$N_{n,t-1}=(1-MO/100) \times N_{n-1,t-2}$
TL <sub>t</sub> (TL <sub>max</sub> )	P <sub>t</sub>	$N_{1,t}$	$N_{2,t}=(1-MO/100) \times N_{1,t-1}$	$N_{n,t}=(1-MO/100) \times N_{n-1,t-1}$
<hr/>				
Number of ctenophores		$\sum_{t=11}^t N_{1,t}$	$\sum_{t=11}^t N_{2,t}$	$\sum_{t=11}^t N_{n,t}$
Density (inds. m <sup>-3</sup> )		$C_0$	$C_0 \times \sum_{t=11}^t N_{2,t} / \sum_{t=11}^t N_{1,t}$	$C_0 \times \sum_{t=11}^t N_{n,t} / \sum_{t=11}^t N_{1,t}$

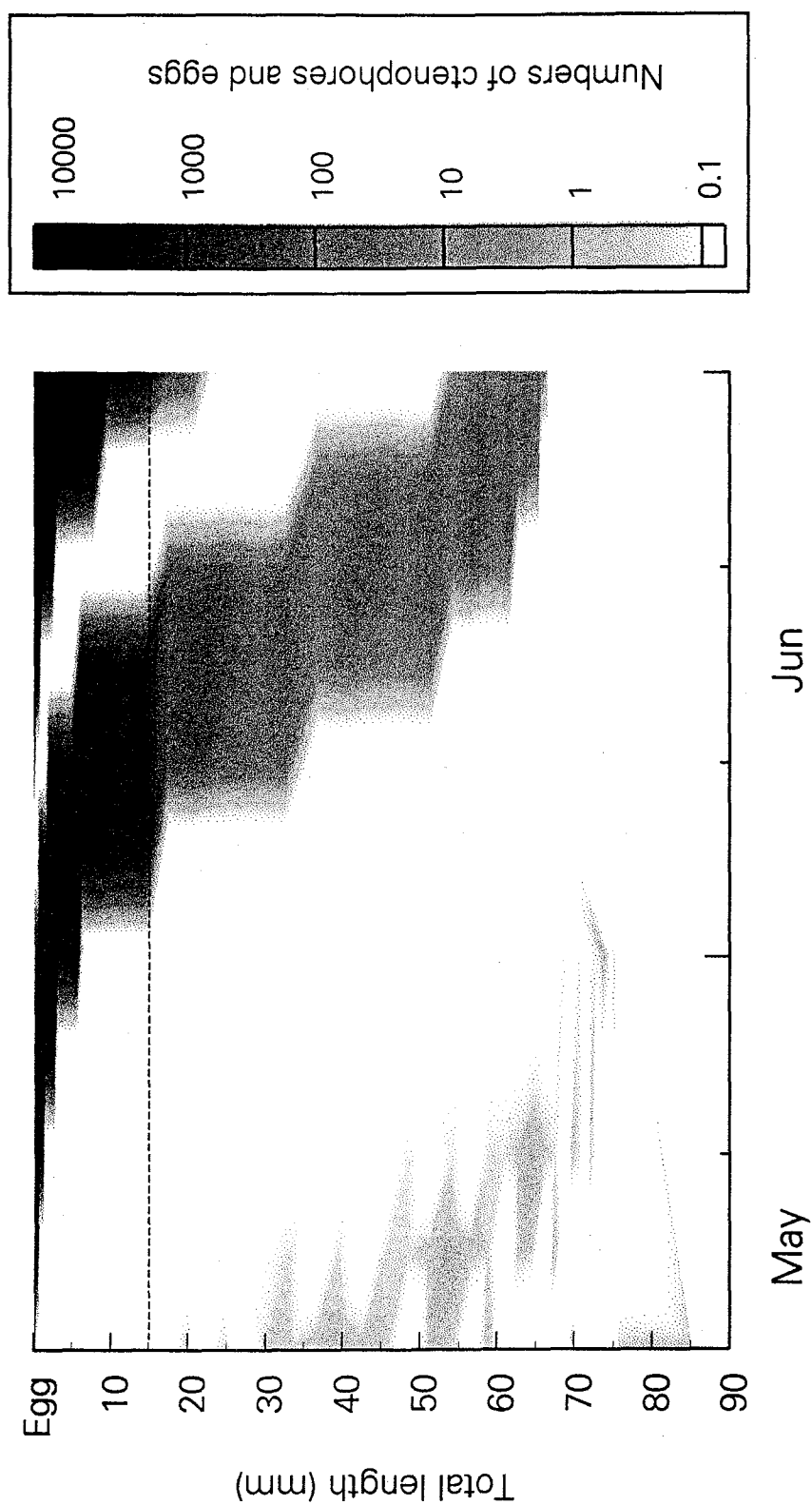


図 8-3 1991年 5 月 10 日の個体群を初期値とした場合の各成長段階におけるカブトクラゲの個体数の変動。変態個体の群の移流による流失率を 5 %、幼生の生残率を 0.1 %に設定した場合の個体数の変動を表す。破線は全長 15 mm、すなわち変態が起こる体サイズを表す。

ウリクラゲの捕食によるカブトクラゲの個体数の減少を考慮せずに、カブトクラゲの個体群密度についてシミュレーションを行った。幼生の生残率を変化させてシミュレーションを行い、天然海域における個体群変動と比較することにより、幼生の生残率を推定した。

計算結果を図 8-4 に示す。シミュレーションは 5 月における僅か 0.13 inds.  $m^{-3}$  のカブトクラゲの個体群が 7 月以降、30 日以内に 10 倍以上に増加し、8 月の大量発生につながることを示した。この変動は第 3 章で明らかにした東京湾におけるカブトクラゲの個体群密度の急激な増加と一致する。本シミュレーションモデルにより、東京湾におけるカブトクラゲの個体群変動を再現することが可能であることが明らかとなった。

シミュレーションによるカブトクラゲの個体群密度の変動は、幼生の生残率が 0.1 % の時に実測値と良く一致した。Kremer (1975) がナラガンセット湾に出現する *M. leidyi* について行った個体群成長のシミュレーションでは、幼生の生残率は 1 % である。Hirota (1974) は *Pleurobrachia bachei* の幼生期の生残率を 7 % と報告している。*Pleurobrachia bachei* の生残率は室内飼育によって得られたデータであるため高い値を示したと考えられるが、東京湾内湾におけるカブトクラゲ幼生の生残率は Kremer (1975) の結果と比較しても非常に低い。

幼生期のクシクラゲは全長 1 mm 前後の時は非常に脆弱であり、カイアシ類の *Calanus* や *Acartia* が高密度 (例: 100 *Acartia*  $l^{-1}$ ) に存在する場合、カイアシ類との接触による損傷などにより、生残率は非常に低い (Greve 1977, Stanlaw *et al.* 1981)。夏期のナラガンセット湾における動物プランクトンの炭素量はおよそ 0.15 mg C  $l^{-1}$  である (Kremer 1975)。この炭素量がすべてカイアシ類によると仮定し、アカルシア 1 個体当たりの炭素量を 2.5  $\mu g$  C とすれば (Kremer *et al.* 1986b)、カイアシ類の密度は 60 copepods  $l^{-1}$  となる。東京湾におけるアカルシアサイズのカイアシ類密度 10–60 copepods  $l^{-1}$  であることから (穴久保・村野 1991)、

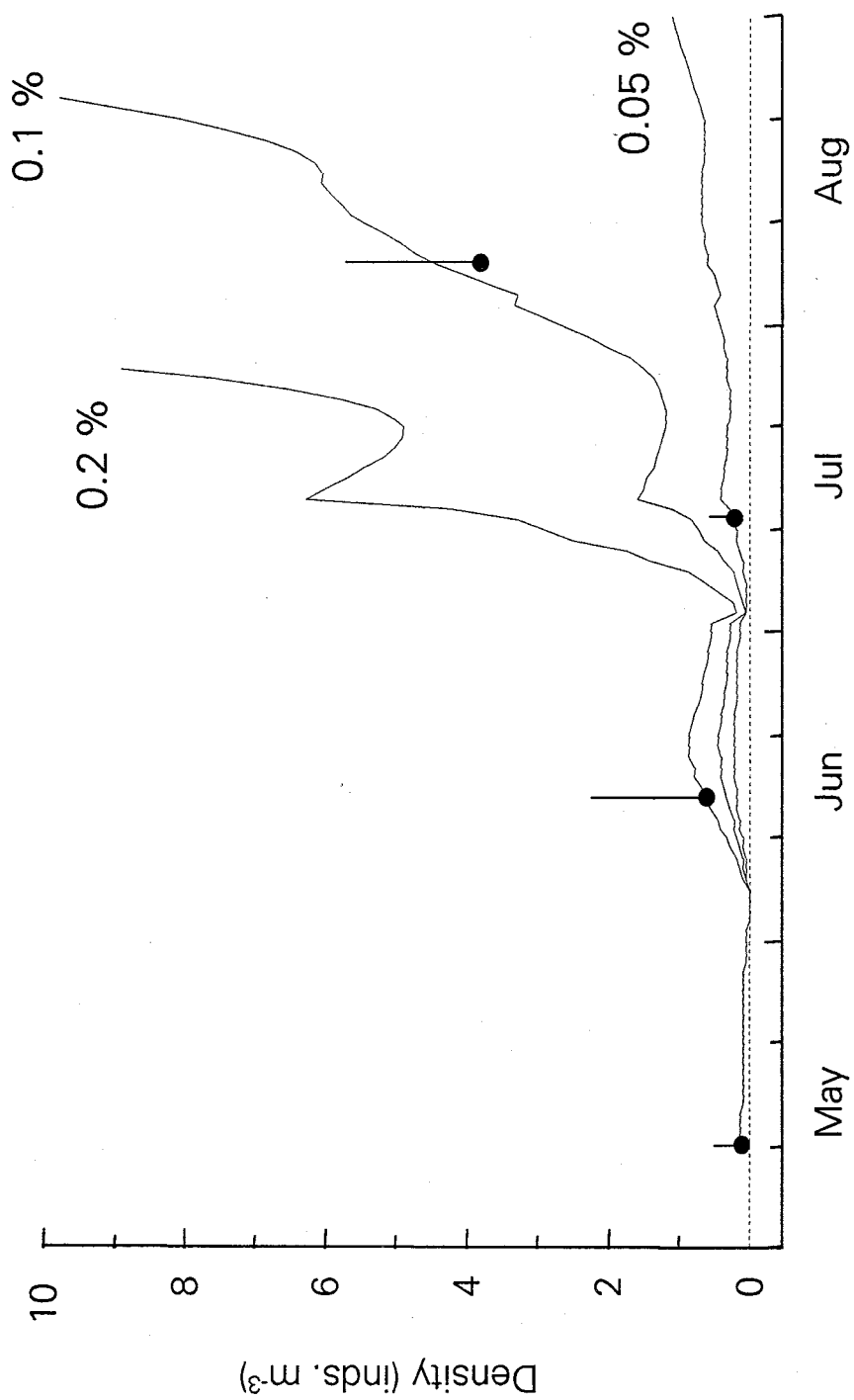


図 8-4 1991年 5—9月におけるカブトクラゲの個体群変動のシミュレーション結果。図中の数字は幼生の生残率、黒丸は個体群密度の実測値、縦軸は+標準偏差をそれぞれ表す。

幼生とカイアシ類との接触の回数という点では、両湾とも確率的にほぼ同じである。従って、東京湾およびナラガンセット湾において、カイアシ類の密度による生残率の違いは小さいと考えられる。

幼生を捕食する動物として、カタクチイワシなどの濾過摂餌を行う魚類が考えられる。しかし、魚類の現存量については正確なデータがなく、また濾過摂餌を行う魚類は、東京湾だけではなく、ナラガンセット湾にも存在すると考えられることから、魚類の捕食によるカブトクラゲおよび *M. leidyi* 幼生の生残率の違いは小さいと考えられる。

クシクラゲ類の捕食者として魚類以外では鉢クラゲ類が挙げられる (Miller 1974, Arai and Jacobs 1980)。パムリコ川河口域では鉢クラゲ類の *Chrysaora quinquecirrha* による *M. leidyi* の捕食が報告されている (Miller 1974)。しかし、ナラガンセット湾においては *C. quinquecirrha* の出現量は少ない (Deason and Smayda 1982b)。東京湾では 1991 年 7 月において多量のミズクラゲ (0.3 inds. m<sup>-3</sup>) が出現した (Omori *et al.* 1995)。東京湾で採集した変態個体とミズクラゲを約 20 l の海水の入った 30 l パンライトに入れ、水温約 25℃で 2 日間飼育した結果、変態個体はミズクラゲに捕食されなかったが (粕谷 未発表)、ミズクラゲによる幼生の捕食の可能性が考えられる。

## 2-2 ウリクラゲによる捕食の影響

### 幼生の生残率を固定した場合

東京湾内湾にウリクラゲが多量に出現した 1990 年 7-11 月のカブトクラゲの個体群変動についてシミュレーションを行い、カブトクラゲに対するウリクラゲの捕食圧を推定した。幼生の生残率は前項で得られた 0.1 %とした。

推定されたカブトクラゲの個体数変動を図 8-5 に示す。ウリクラゲの捕食を考

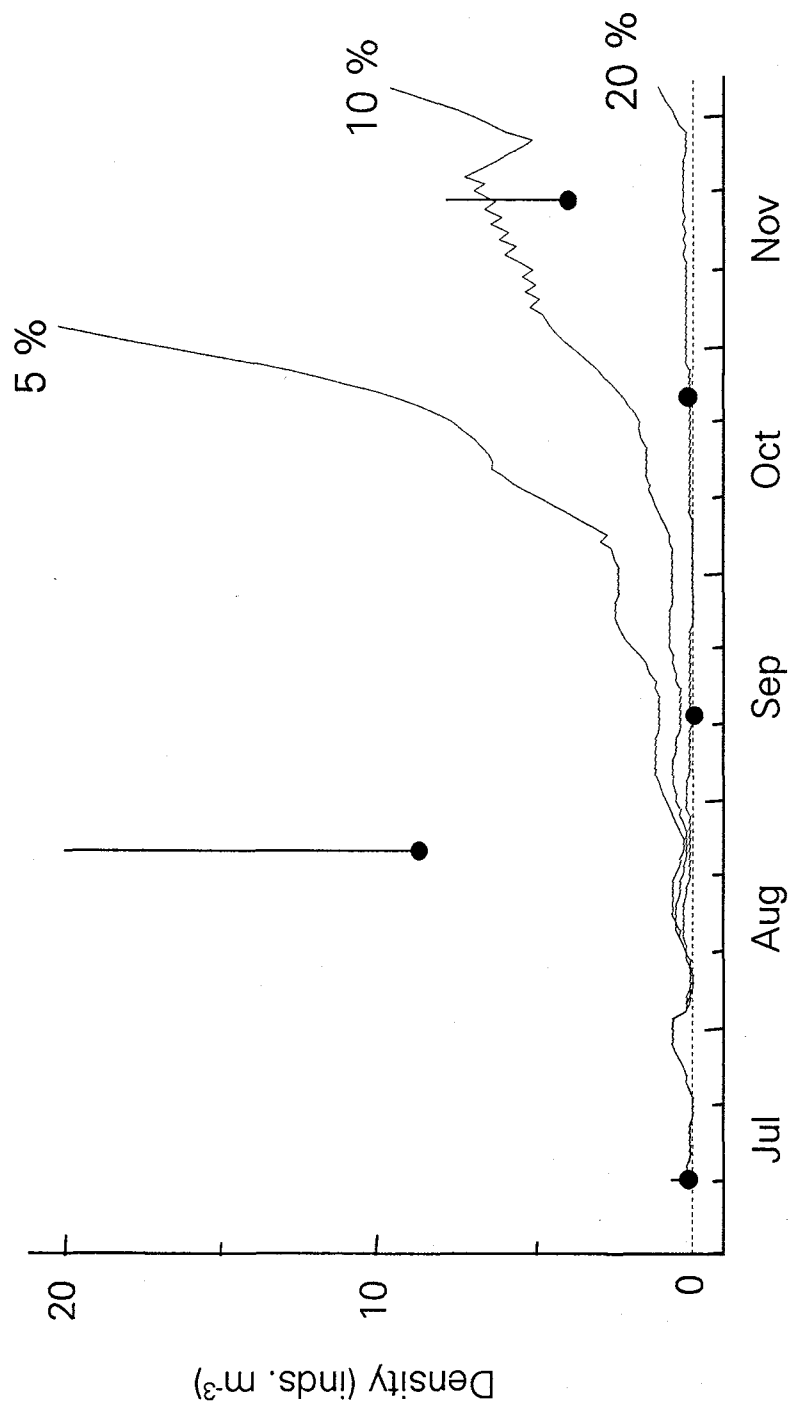


図 8-5 ウリクラゲの捕食圧を考慮に入れた場合のカブクラゲの個体群変動。幼生の生残率は 2 %に設定した。黒丸は 1990 年 7-11 月の個体群密度の実測値、縦線は+標準偏差を表す。図中の数字は 8, 9 月におけるウリクラゲによる捕食圧を表す。



慮しなかった図 8-4 の計算値と比較して、ウリクラゲが大量に発生した 8-9 月において、個体群密度の変動に多くの振幅が現れた。これはウリクラゲの捕食を受ける前の個体群によって産卵された群が、ウリクラゲの捕食によって減少した後に加入するためである。11 月は水温の低下によって 10 月よりも成長に要する時間が長くなるため、10 月の全長群の個体数を 11 月の全長群に配分する際、該当しない、すなわち個体数が 0 となる全長群が生じる。11 月における細かな振幅は、個体数 0 の群が変態個体の群に加入するためである。

このシミュレーションでは 8 月におけるカブトクラゲの個体群の増加を再現することができなかった。8 月の個体群の増加をシミュレートできなかった原因として、設定した幼生の生残率が低すぎたことが考えられる。幼生の生残率に影響を及ぼすと考えられるミズクラゲの個体群密度は、Omori *et al.* (1995) の報告では 1990 年 7 月は  $0.1 \text{ inds. m}^{-3}$  であり、前項で幼生の生残率を推定した 1991 年 7 月の密度 ( $0.3 \text{ inds. m}^{-3}$ ) の  $1/3$  である。このシミュレーションでは幼生の生残率の設定値が低い可能性があり、変態個体の個体群に加入する個体数が少なかったことにより、8 月の個体群密度が実測値より低くなったと考えられる。

#### ミズクラゲによる幼生の捕食を考慮した場合

カブトクラゲ幼生の生残率をミズクラゲの密度が  $0.3 \text{ inds. m}^{-3}$  である時の 0.1 %を基準とし、Omori *et al.* (1995) によって報告されている東京湾内湾におけるミズクラゲの密度に応じて、各月のカブトクラゲ幼生の生残率を変化させた。東京湾内湾におけるミズクラゲの密度は 1990 年 7-9 月では  $0.1 \text{ inds. m}^{-3}$ 、10, 11 月では  $0.15 \text{ inds. m}^{-3}$  である。従って、カブトクラゲ幼生の生残率は 7-9 月では 0.3 %、10, 11 月では 0.2 %である。

シミュレーションの結果を図 8-6 に示す。8-9 月におけるカブトクラゲの個体群密度の変動は、幼生の生残率を一定とした場合と同様に多くの振幅が現れた。

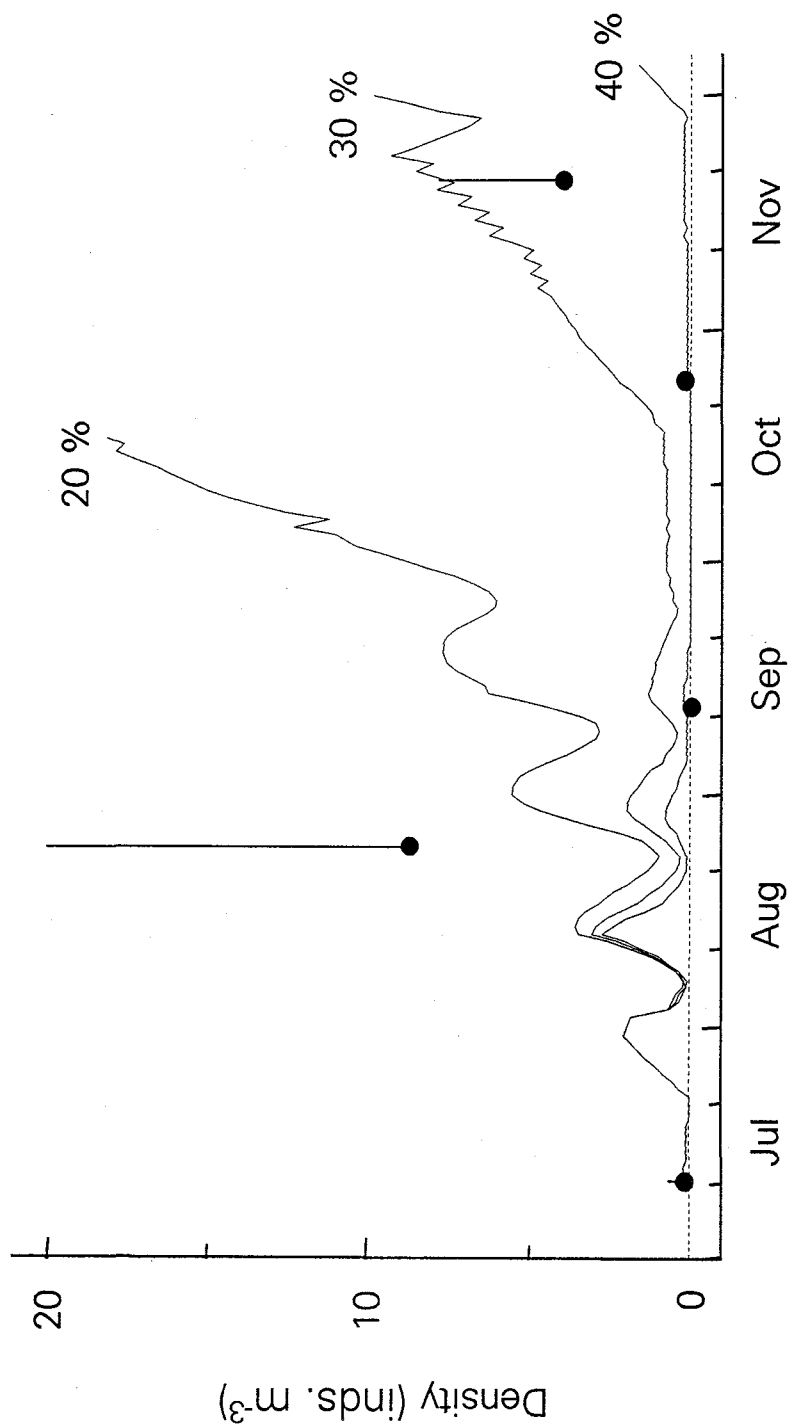


図 8-6 ウリクラゲによる捕食を考慮に入れ、さらに幼生の生存率をミズクラゲの密度に応じて変えた場合のカブトクラゲの個体群変動。黒丸は 1990 年 7-11 月の個体群密度の実測値、縦線は+標準偏差を表す。図中の数字は 8, 9 月におけるウリクラゲによる捕食圧を表す。

ミズクラゲの密度に応じて幼生の生残率を変えた場合では、8 月におけるカブトクラゲの個体群密度の増加を再現することができた。これは 7 月の幼生の生残率が高くなったことにより、多数の幼生が変態個体の群に加入したためである。

8, 9 月のウリクラゲの捕食圧を 20 %とした場合、カブトクラゲの個体群は捕食による影響を受けるが、10 月以降個体群密度は増加する。捕食圧 30 %ではシミュレーションによる個体群変動は実測値に良く合う。以上のことから、8 および 9 月に大量に発生したウリクラゲのカブトクラゲに対する捕食圧はおよそ 30 %と推定される。

## 2-3 水温および移流の個体群変動に及ぼす影響

### 水温の影響

天然海域では冷夏などの影響により、夏期の水温が低い場合がある。そこで、1991 年 5-8 月の各月の水温を $\pm 2^{\circ}\text{C}$ 増減することによって、カブトクラゲの個体群成長に対する水温の影響を調べた。計算結果を図 8-7 に示す。水温の変化によって、カブトクラゲの個体群が大量発生する時期に違いが見られた。各月の水温を $2^{\circ}\text{C}$ 上げた場合、カブトクラゲの個体群密度の増加は約 10 日早く生じ、また水温を $2^{\circ}\text{C}$ 下げた場合には、個体群密度の増加は約 20 日遅れた。これは、水温が上昇した場合には、発生した個体群が成長速度の上昇により短期間で変態個体の群に加入し、水温が低下した場合にはその逆となるためである。

個体群の増加が始まった後の個体群密度の上昇ペースは、水温を $2^{\circ}\text{C}$ 下げた場合ではやや低下するものの、水温の高低で大きな違いは見られない。水温の低下によって産卵速度が減少しても、最大全長が大きくなることによって、産卵を行う期間が長くなり、総産卵数に大きな違いが生じないためである。大量発生以降のカブトクラゲの個体群成長に対する水温の影響は、カブトクラゲの大量発生

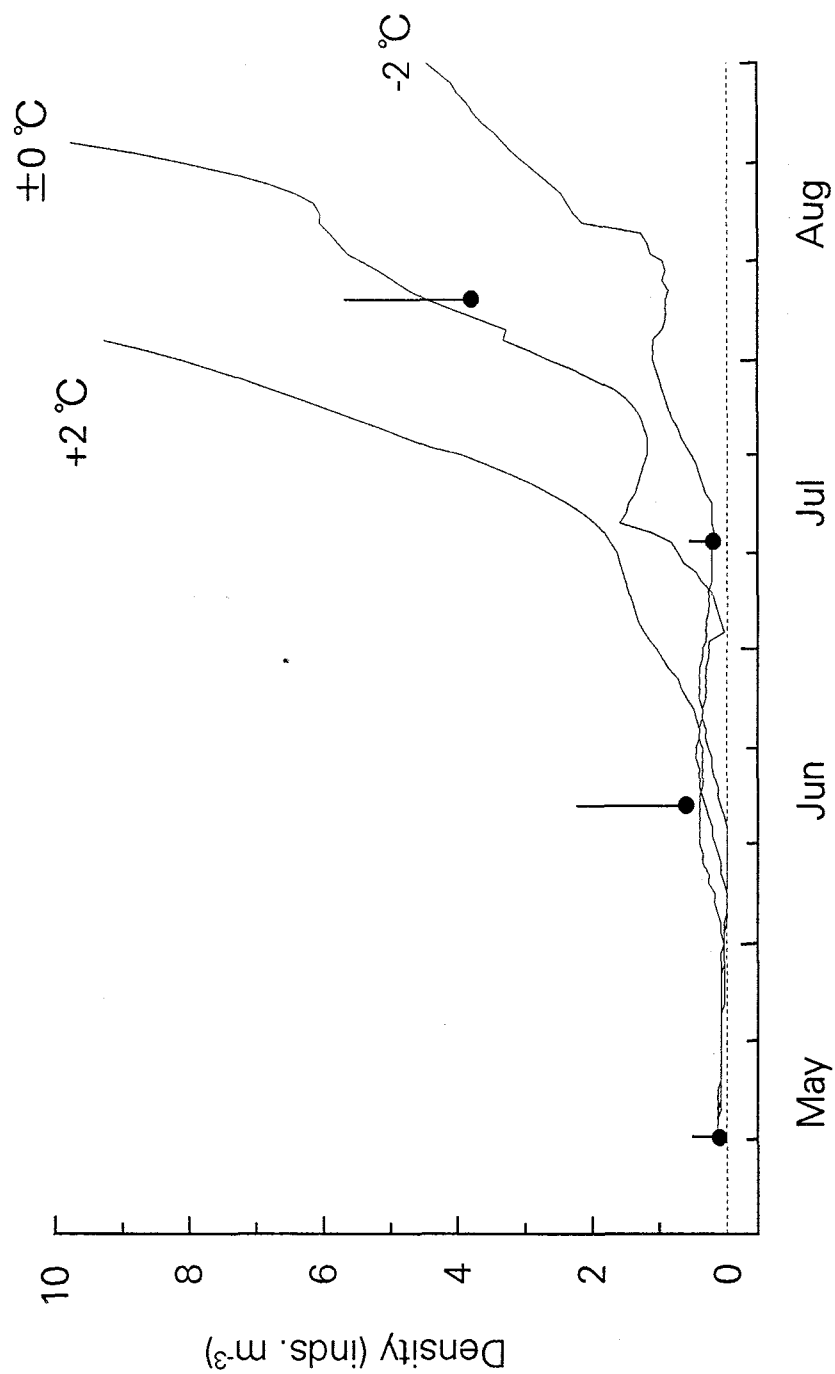


図 8-7 1991年 5-8月の各月の水温を±2 °Cの条件で変更した場合におけるカブトクラゲの個体群変動のシミュレーション結果。黒丸は実測値、縦線は+標準偏差を表す。

の時期に比べると比較的小さいと考えられる。

### 移流による流失率

移流による植物プランクトンの現存量に関する 1 日当たりの流失率は東京湾内湾央部では周年 5 % であるが、内湾口部では 5-11 月においては 0 % 前後である (魚 1994)。そこで、移流による変態個体群の流失率を 0 および 10 % に設定し、カブクラゲ幼生の生残率が移流による変態個体群に関する流失率の変動によって、どの程度変化するのか調べた。また、Kremer (1975) が行ったナラガンセット湾における *M. leidyi* に関するシミュレーション結果と比較するために、Kremer が用いた流失率 2 % による計算も行った。

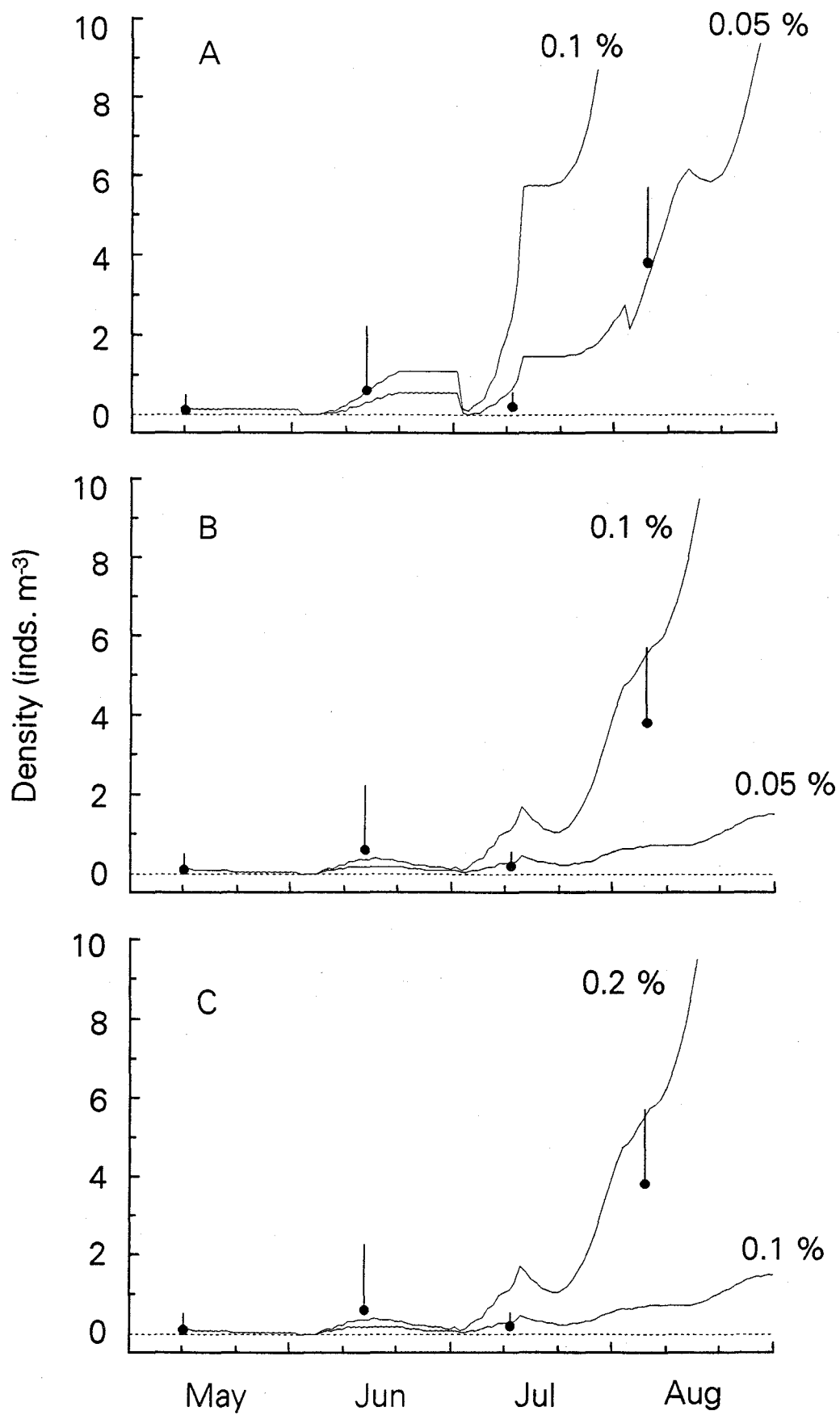
ウリクラゲの捕食圧を計算に入れる必要の無い 1991 年 5-8 月におけるカブクラゲの個体群変動についてシミュレーションを行った。計算結果を図 8-8 に示す。シミュレーションによる計算値では幼生の生残率に大きな違いは見られず、0.05-0.2 % の範囲内で実測値の変動と良く合った。幼生の生残率は、移流による変態個体の個体群に関する 1 日当たりの流失率が 0-10 % の範囲内では、大きな影響を受けないことが明らかとなった。従って、移流拡散はカブクラゲの個体群の変動要因とはなっていない。

## 2-4 本モデルの妥当性と今後の課題

### 他の海域への適応

本モデルによって東京湾内湾におけるカブクラゲの個体群の変動には、水温によって支配される産卵と成長速度に加えて、ミズクラゲおよびウリクラゲによる捕食が大きく作用していることが明らかとなった。本モデルは天然海域においてカブクラゲの餌となるアカルシアサイズのカイアシ類が 10-100 copepods  $l^{-1}$  存在

図 8-8 変態後のカブトクラゲの個体群について、移流による流失率を A: 0 %, B: 2 %, C: 10 % にそれぞれ設定した場合のシミュレーション結果。実測値は1991 年 5－9 月におけるカブトクラゲの個体群変動を表す。図中の数字は幼生の生残率、黒丸は個体群密度の実測値、縦軸は+標準偏差をそれぞれ表す。



することが必要である。東京湾と同様にカブトクラゲが多産する瀬戸内海の広島湾では、夏期におけるアカルシア、*Paracalanus*、*Oncaea* などを含めたカイアシ類密度は 10 copepods l<sup>-1</sup> 以上であり (Uye *et al.* 1992)、この場合、移流によるカブトクラゲの個体群の流失率をその海域に合わせた値に設定すれば、本シミュレーションを適応できる。カブトクラゲの個体群成長モデルは東京湾のみならず、他の海域における、カブトクラゲを中心とした食物網の一環を解明する方法として、有効であると考えられる。

### 今後の課題

夏期から秋期におけるカブトクラゲの個体群密度はウリクラゲが出現しない場合にも減少する (第 3 章)。野村 (1993) は東京湾における動物プランクトンの種組成の季節変動に関する研究を行い、東京湾内湾では 9 月に外湾種の増加が見られ、この時期に内湾の表層水の流失にともなう海水の交換があることを示唆した。石丸 (1991) は東京湾における表層のクロロフィル分布の大幅な短期変動から、表層水の大量流失はこの時期に頻繁な台風等によっても引き起こされることを示唆した。カブトクラゲは昼間、表層に多く分布していることから (第 3 章)、カブトクラゲの個体群密度は表層水の大量流失によって短期間で変化する可能性がある。高水温期におけるカブトクラゲの個体群成長は非常に高いことから (第 7、8 章)、月 1 回の観測ではこの現象を把握することができない。ウリクラゲによる捕食以外のカブトクラゲの個体群密度の減少要因を明らかにするためには、1 週間間隔によるカブトクラゲの個体群変動の密な観測が必要である。今後、ビデオ撮影装置を用いた観測によって (第 3 章)、この要因について明らかにしていきたい。



## 謝辞

本研究を行うにあたり、著者をプランクトン学へと導いて下さった東京水産大学 村野正昭 名誉教授に心から感謝の意を表する。

本研究の指導教官である東京水産大学 石丸 隆 教授には始終御指導、ならびに適切な御助言を賜った。東京水産大学 大森 信 教授、瀬川 進 教授、山口征矢 教授には懇切な御指導と本論文の御校閲を賜った。広島大学 上真一 教授には動物プランクトンの研究に関する貴重な御助言、ならびに暖かい励ましを頂いた。東京水産大学 丸山 隆 助手にはプランクトンのみならず、多様な知識を伝授して頂いた。東京水産大学 野村英明 博士にはカイアシ類に関する種の同定をして頂いた。東京水産大学坂田実験実習場主任 小池康之 講師ならびに技官の方々には、実験および採集を行うに際しご支援を頂き、また、実習場における生活がより快適になるよう御心遣いを頂いた。東京水産大学浮遊生物学研究室の大学院生ならびに学部生諸氏には、東京湾における観測において御協力を頂いた。最後に笹川科学研究助成による研究補助金を交付頂いた財団法人日本科学協会に感謝の意を表する。

## 要約

クシクラゲ類は沿岸域でしばしば大量発生する上に、カイアシ類等の動物プランクトンを多数捕食することから、生態系内で大きな役割を持つ動物群であると考えられている。日本近海にはカブトクラゲが広く分布するが、生態学的な研究はほとんどない。本研究では東京湾におけるカブトクラゲの生態について明らかにするために、以下の研究を行い、知見を得た。

### 1. カブトクラゲの形態と体構成元素

カブトクラゲの全長と体長、湿重量および乾燥重量等との回帰式を作成した。これにより、ネット採集等で体構造に損傷を受けたカブトクラゲについても全長の推定が可能となった。カブトクラゲの体構成元素のC/N比は $4.0 (\pm 1.4 \text{ SD})$ であり、カブトクラゲの体は主にタンパク質によって構成されていることが明らかとなった。

### 2. 東京湾におけるカブトクラゲの分布と個体群密度

東京湾におけるカブトクラゲの分布 東京湾におけるカブトクラゲの大量発生は8–12月にかけて起こり、最大個体群密度は $5\text{--}27 \text{ 個体 m}^{-3}$ であった。カブトクラゲの大量発生時には、カブトクラゲの捕食によると考えられる、カイアシ類現存量の急激な減少が観察された。カブトクラゲの個体群密度と塩分との関係から、東京湾内湾に出現するカブトクラゲは内湾で再生産し、成長することが明らかとなった。

カブトクラゲのパッチの観測 カブトクラゲの個体群をより詳しく観測するため、CCDカメラを用いたビデオ撮影装置を開発した。撮影装置は曳航速度0.9ノットにおいて、全長15 mm以上のカブトクラゲを識別することができ、カブトクラゲのパッチおよび個体群密度の解析に有効である。

### 3. カブトクラゲの摂餌特性

カブトクラゲの消化速度 カブトクラゲのカイアシ類(*Acartia*)に対する消化時間は咽頭内の餌数に関わらずほぼ一定で、約 120 分であった。カブトクラゲの排出物は、粘液によってまとめられるため、沈降速度が速く、上層と下層をつなぐエネルギー輸送のパイプ役として重要であることが示唆された。

カブトクラゲ幼生の摂餌特性 カブトクラゲ幼生は変態後の個体と同様に、餌密度に対応した濾水速度をとることが明らかとなった。カブトクラゲ幼生のカイアシ類に対する捕食圧は、1 日当たりカイアシ類現存量の 6–13 %に相当する推定された。

カブトクラゲの摂餌行動 カブトクラゲの摂餌行動を録画映像から解析した。カブトクラゲの摂餌行動は餌の添加後明らかに活発化し、餌からの刺激を感知していることが示唆された。餌の添加前では、カブトクラゲの行動には距離の長い鉛直移動が見られた。餌を添加した後では、袖状突起を広げた状態で、狭い範囲に長くとどまる傾向が見られるようになった。カブトクラゲは餌の多い場所に長く滞留することが明らかとなった。

### 4. カブトクラゲの代謝特性

カブトクラゲの代謝速度 カブトクラゲの呼吸、アンモニアおよびリン酸排出速度は乾燥重量に比例し、単位乾燥重量当たりの代謝速度は一定であった。呼吸に用いた酸素と代謝によって排出した窒素の元素比 (O/N 比) は 14.3 ( $\pm 4.3$  SD)であり、代謝基質は主にタンパク質であることが示唆された。呼吸速度から炭素要求量を求め、摂餌速度と組み合わせることによって、カブトクラゲの代謝を賄うための餌密度を推定した。カブトクラゲは 1 l 当たり 6 個体の *Acartia* が存在すれば、代謝を賄うエネルギーを摂餌によって得ることができる。

植物プランクトンに対する影響 大量発生時のカブトクラゲの個体群が 1 日当

たりに排出するアンモニアおよびリン酸の量は、東京湾における栄養塩の現存量に対して、それぞれ 0.1–12 % および 0.2–10 % であった。水の比較的きれいな外湾から湾外域では、カブトクラゲの個体群によって排出されたアンモニアおよびリン酸は、植物プランクトンの増殖を促進する役割を持つと考えられる。

## 5. カブトクラゲの飢餓耐性

カブトクラゲは絶食 36 時間の間に体サイズが急激に収縮した。これは放卵によるエネルギーの損失によるものである。絶食 48 時間以降、カブトクラゲの全エネルギー消費量に占める代謝速度の割合はほぼ一定であった。飢餓環境下におけるカブトクラゲは卵生成を停止して、そのエネルギーを代謝に配分し、さらに体を収縮させることによって恒常性を維持していることが明らかとなった。

## 6. カブトクラゲの成長と産卵速度

カブトクラゲの成長速度      カブトクラゲ幼生の瞬間成長速度は餌密度 3 *Acartia* l<sup>-1</sup> で正の値となり、餌密度の増加にともない上昇した。幼生は変態後の個体よりも低い餌密度で成長エネルギーを賄えることが明らかとなった。

水温 17 および 24℃におけるカブトクラゲの成長速度をロバートソンの式に当てはめた結果、最大到達全長はそれぞれ 132.2 および 55.3 mm と推定された。夏期の天然海域には全長 60 mm 前後、冬期では全長 100 mm 以上のカブトクラゲが観察されることから、得られた式は天然海域におけるカブトクラゲの成長をよく表している。

カブトクラゲの産卵速度      産卵を行ったカブトクラゲの最小サイズは全長 22 mm であり、カブトクラゲは全長 20 mm ほどで成体となる。成長曲線から推定した成体となるまでの日数は、水温 24℃で 13 日である。カブトクラゲの産卵個体の出現率を体サイズ別に求めた結果、全長 50 mm 以上の個体は 7–10 月の期間中

毎日産卵していると推定された。カブトクラゲの産卵は 1 月の時点でも行われていることが明らかとなった。成長および産卵速度から、カブトクラゲの個体群成長を計算した。カブトクラゲが夏から秋にかけて大量発生する理由は、成長速度の上昇および産卵数の増加によることが明らかとなった。

カブトクラゲの生活史 成長速度と全長組成から、1991 年 5 月に東京湾に出現した全長 16–85 mm の階級のカブトクラゲは 1–4 月に発生したと推定された。冬期の東京湾におけるカブトクラゲは産卵を停止せず、継続的に再生産を行い、最低限に維持された個体群が夏期の大量発生の基になると考えられる。

## 7. カブトクラゲの個体群成長のシミュレーション

カブトクラゲの成長式および産卵速度を基にして、個体群成長のシミュレーションを行った。1990 年 7–10 月および 1991 年 5–9 月におけるカブトクラゲの個体群密度の変動は、ミズクラゲおよびウリクラゲによる捕食を計算に入れることによって近似することができた。シミュレーションによって求められた 1991 年のカブトクラゲ幼生の生残率は、他のクシクラゲについて報告された値よりも非常に低く、この時期に大量に出現したミズクラゲによるカブトクラゲ幼生の捕食の可能性が考えられる。大量発生したウリクラゲによるカブトクラゲに対する捕食圧は、1 日当たりおよそ 30 %と推定された。

## 参考文献

- Ambler, J.W., F.D. Ferrari and J.A. Fornshell (1991). Population structure and swarm formation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove cays. *J. Plankton Res.*, 13: 1257-1272.
- 穴久保 隆・村野 正昭 (1991). 東京湾における動物プランクトンの季節変化. 東京水産大学研究報告, 78: 145-165.
- Arai, M.N. and J.R. Jacobs (1980). Interspecific predation of common Strait of Georgia planktonic coelenterates: laboratory evidence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 120-123.
- Bailey, T.G., M.J. Youngbluth and G.P. Ow (1994). Chemical composition and O<sub>2</sub> consumption rate of the ctenophore *Bolinopsis infundibulum* from the Gulf of Maine. *J. Plankton Res.*, 16: 673-689.
- Baker, L.D., and M.R. Reeve (1974). Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity. *Mar. Biol.*, 26: 57-62.
- Bishop, J.W. (1967). Feeding rate of the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*. *Chesapeake Science*, 8: 259-264.
- Burrell, V.J. Jr, and W.A. Van Engel (1976). Predation by and distribution of a ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, in the York River estuary. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.*, 4: 235-242.
- Conover, R.J. (1978). Transformation of organic matter. In *Marine Ecology*, (ed. Kinne, O.). Vol. IV, 221-449. Wiley, New York.
- Davis, C.S., S.M. Gallagher, M.S. Berman, L.R. Haury and J.R. Strickler (1992). The video plankton recorder (VPR): design and initial results. *Arch.*

- Hydrobiol. Beih.*, 36: 67-81.
- Deason, E.E. (1982). *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975-79: abundance, size composition and estimation of grazing. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 15: 121-134.
- Deason, E.E. and T.J. Smayda (1982a). Ctenophore — zooplankton — phytoplankton interaction in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, during 1972-1977. *J. Plankton Res.* 4:203-217.
- Deason, E.E. and T.J. Smayda (1982b). Experimental evaluation of herbivory in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* relevant to ctenophore—zooplankton —phytoplankton interaction in Narragansett Bay, Rhode Island, US. *J. Plankton Res.*, 4: 219-236.
- Falkenhaus, T. (1996). Distributional and seasonal patterns of ctenophores in Malangen, northern Norway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 59-70.
- Gauld, D.T. (1951). The grazing rate of planktonic copepods. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 29: 695-706
- Glass, N.R. (1969). Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 26: 2643-2650.
- Greve, W. (1970). Cultivation experiments on North Sea ctenophores. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 20: 304-317.
- Greve, W. (1977). Interspecific interaction: The analysis of complex structures in carnivorous zooplankton populations. *Helgol. wiss. Meeresunters*, 30: 89-91
- Hamner, W.M., S.W. Strand, G.I. Matumoto and P.P. Hamner (1987). Ethological observations on foraging behavior of the ctenophore *Leucothea*

- sp. in the open sea. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 645-652.
- Harbison, G.R., L.P. Madin and N.R. Swanberg (1978). On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Research*, 25: 233-256.
- Hirota, J. (1972). Laboratory culture and metabolism of the planktonic ctenophore, *Pleurobrachia bachei* A. Agassiz. In *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*, (eds. Takenouti, Y. et al.). 465-484. Idemitsu Shoten Tokyo.
- Hirota, J. (1974). Quantitative natural history of *Pleurobrachia bachei* in La Jolla Bight. *Fishery Bulletin*, 72: 295-335.
- Ikeda, T. (1974). Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 22: 1-97.
- Ikeda, T. (1977). The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, 41: 241-252.
- Ikeda, T. and A.W. Mitchell (1982). Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Mar. Biol.*, 71: 283-298.
- 石丸 隆 (1991). 植物プランクトンの役割. 月刊海洋, 23: 187-193.
- 石田 祐三郎 (1974). 海洋細菌の低温性. 海洋微生物, (多賀信夫 編). 16-34. 東京大学出版会.
- Kasuya, T., T. Ishimaru and M. Murano (1994). Feeding characteristics of the lobate ctenophore *Bolinopsis mikado* Moser. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 41: 57-68.
- Kideys, A.E. and U. Niermann (1993). Intrusion of *Mnemiopsis mccradyi*



- (Ctenophora: Lobata) into the Mediterranean Sea. *Senckenbergiana maritima*, 23: 43-47.
- Komai, T. (1915). On ctenophores of the neighbourhood of Misaki. *Annot. Zool. Japon*, 9: 451-474.
- 駒井 卓 (1955). 日本近海の櫛水母類概観. 日本生物地理学会会報, 16-19 卷 (日本動物相の研究), 13-14 頁.
- Kremer, P. (1975). The ecology of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay. Ph. D. Dissertation, University of Rhode Island.
- Kremer, P. and S. Nixon (1976). Distribution and abundance of the ctenophore, *Mnemiopsis mccradyi* in Narragansett Bay. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.*, 4: 627-639.
- Kremer, P. (1977). Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.*, 44: 43-50.
- Kremer, P. (1979). Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries*, 2: 97-105.
- Kremer, P. (1982). Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Mar. Biol.*, 71: 149-156.
- Kremer, P., M.F. Canino and R.W. Gilmer (1986a). Metabolism of epipelagic tropical ctenophores. *Mar. Biol.*, 90: 403-412.
- Kremer, P., M.R. Reeve and M.A. Syms (1986b). The nutritional ecology of the ctenophore *Bolinopsis vitrea*: comparisons with *Mnemiopsis mccradyi* from the same region. *J. Plankton Res.*, 8: 1197-1208.
- Kremer, P., and M.R. Reeve (1989). Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. II. Carbon budgets and growth model. *J. Plankton Res.*, 11: 553-574.

- Krom, M.D. (1980). Spectrophotometric determination of ammonia: A study of a modified Berthelot reaction using salicylate and dichloroisocyanurate. *Analyst*, 105: 305-316.
- 久保田 信 (1997). 有櫛動物門. 日本産海洋プランクトン検索図説, (千原光雄・村野正昭 編). 555-566. 東海大学出版会.
- Larson, R.J. (1986a). Seasonal changes in the standing stocks, growth rates, and production rates of gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 89-98.
- Larson, R.J. (1986b). Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the Northeast Pacific. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 99, 107-120.
- Larson, R.J. (1987). In situ feeding rates of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Estuaries*, 10: 87-91.
- Larson, R.J. (1988). Feeding and functional morphology of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 27: 495-502.
- Lenz, J., D. Schnack, D. Petersen, J. Kreikemeier, B. Hermann, S. Mees and K. Wieland. (1995). The ichthyoplankton recorder: a video recording system for *in situ* studies of small-scale plankton distribution patterns. *ICES J. mar. Sci.*, 52: 409-417.
- Madin, L.P. and G.R. Harbison (1978). *Bathocyroe fosteri*, gen. nov., sp. nov.: a mesopelagic ctenophore observed and collected from a submersible. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 58: 559-564.
- Mayzaud, P. (1976). Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical

- composition of some species. *Mar. Biol.*, 37: 47-58.
- Mayer, A.G. (1912). Ctenophores of the Atlantic Coast of North America. *Publs. Carnegie Instn.*, 162. 58 pp.
- Matumoto, G.I. and W.M. Hamner (1988). Modes of water manipulation by the lobate ctenophore *Leucothea* sp.. *Mar. Biol.*, 97: 551-558.
- Miller, R.J. (1974). Distribution and biomass of an estuarine ctenophore population, *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz). *Chesapeake Science*, 15: 1-8.
- Miller, R.J. and Daan R. (1989). Planktonic predators and copepod abundance near the Dutch coasts. *J. Plankton Res.*, 11: 263-282.
- Mountford, K. (1980). Occurrence and predation by *Mnemiopsis leidyi* in Barnegat Bay, New Jersey. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.*, 10: 393-402.
- Morris, R.J., M.J. McCartney and A. Schulze-Röbbecke (1983). *Bolinopsis infundibulum* (O.F. Müller): Biochemical composition in relation to diet. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 67: 149-157.
- Moser, F. (1908). Japanische Ctenophoren. *Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens*. (Herausgegeben von Dr. F. Doflein). *Abh. math.-phys. Kl. K. Bayer Akad. Wiss. Suppl.-Bd. i, Abh.*, 4. 77 pp.
- 村野 正昭 (1980). 東京湾のプランクトン. 海洋科学, 12: 761-777.
- Murphy, J. and J.P. Riley (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. chim. Acta*, 27: 31-36.
- 野村 英明 (1993). 東京湾における動物プランクトンの群集構造と遷移に関する研究. 東京水産大学博士学位論文, 82 pp.
- Nomura, H., T. Ishimaru and M. Murano (1993). Dense swarms of calanoid copepods in Tokyo Bay, Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 39: 147-149.
- Omori, M. and T. Ikeda (1984). *Methods in Marine Zooplankton Ecology*.

- Jhon Wiley & Sons, N.Y. Chichester, Brisbane, Tronto, Singapore, 332 pp.
- Omori, M., H. Ishii and A. Fujinaga (1995). Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES J. mar. Sci.*, 52: 597-603.
- Oviatt, C.A. and P.M. Kremer (1977). Predation on the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* by butterflyfish, *Peprilus triacanthus* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Chesapeake Science*, 18: 236-240.
- Reeve, M.R. and L.D. Baker (1975). Production of two planktonic carnivores (chaetognath and ctenophore) in South Florida inshore waters. *Fish. Bull. US*, 73: 238-248.
- Reeve, M.R. and M.A. Walter (1978). Nutritional ecology of ctenophores—a review of recent research. In *Advances in Marine biology*, (eds. Russell, F.S. and M. Yonge). Vol. 15, 249-287. Academic Press, New York.
- Reeve, M.R., M.A. Walter and T. Ikeda (1978). Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 740-751.
- Reeve, M.R. (1980). Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores. *J. Plankton Res.*, 2: 381-393.
- Reeve, M.R., M.A. Syms and P. Kremer (1989). Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. I. carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. *J. Plankton Res.*, 11: 535-552.
- Schulze-röbbecke, A.C. (1984). Functional morphology of *Bolinopsis infundibulum* (Ctenophora). *Helgoländer Meeresunters*, 38: 47-64.
- Siferd, T.D. and R.J. Conover (1992). Natural history of ctenophores in the

- Resolute Passage area of the Canadian High Arctic with special reference to *Mertensia ovum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 133-144.
- Stanlaw, K.A., M.R. Reeve and M.A. Walter (1981). Growth, food, and vulnerability to damage of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* in its early life history stages. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 224-234.
- Stoecker, D.K., P.G. Verity and A.E. Michael (1987). Feeding by larval and post-larval ctenophores on microzooplankton. *J. Plankton Res.*, 9: 667-683.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons (1972). A practical handbook of seawater analysis, 2nd ed. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167: 1-310.
- Sullivan, B.K. and M.R. Reeve (1982). Comparison of estimates of the predatory impact of ctenophores by two independent techniques. *Mar. Biol.*, 68: 61-65.
- Swanberg, N. and U. Båmstedt (1991). The role of prey stratification in predation pressure by the cydippid ctenophore *Mertensia ovum* in the Barents Sea. *Hydrobiologia*, 216: 343-349.
- 東京都環境保全局水質保全部 (1985). 魚類. 昭和 57・58 年度 東京都内湾生物調査結果報告書, 92-135.
- Ueda, H., A. Kawahara, M. Tanaka and M. Azeta (1983). Underwater observation on copepod swarms in temperate and subtropical waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 165-171.
- Uye, S., Y. Ayaki and T. Onbé (1992). Seasonal geographical distribution of zooplankton in Hiroshima Bay and its adjacent waters, the Inland Sea of Japan. *J. Fac. Appl. Biol. Sci., Hiroshima Univ.*, 31: 99-119.
- 上 真一 (1997). 動物プランクトン. 沿岸海洋研究, 34: 199-207.

- 山口 征矢・有賀 祐勝 (1988). 東京湾における基礎生産の変遷. 沿岸海洋研究ノート, 25: 87-95.
- Youngbluth M.J., P. Kremer, T.G. Bailey and C.A. Jacoby (1988). Chemical composition, metabolic rates and feeding behavior of the midwater ctenophore *Bathocyroe fosteri*. *Mar. Biol.*, 98: 87-94.
- 魚 京善 (Yu, J.-S.) (1994). 東京湾の海洋環境と生態系モデル. 東京水産大学博士学位論文, 56 pp.
- van der Veer, H.W. and C.F.M. Sadée (1984). Seasonal occurrence of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in the western Dutch Wadden Sea. *Mar. Biol.*, 79: 219-227.
- Volovik, Y.S., S.P. Volovik and Z.A. Myrzoyan (1995). Modelling of the *Mnemiopsis* sp. population in the Azov Sea. *ICES J. mar. Sci.*, 52: 735-746.
- Wang, Z., E. Thiébaud and J.C. Dauvin (1995). Spring abundance and distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in the Seine estuary: advective transport and diel vertical migration. *Mar. Biol.*, 124: 313-324.
- Zaitsev, Y.P. (1992). Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fisheries Oceanography*, 1: 180-189.